ÉTUDE SUR LES FORMATIONS VÉGÉTALES ET LEUR SUCCESSION ALTITUDINALE DANS LES PRINCIPAUX MASSIFS DU « SYSTÈME ALPIN » OCCIDENTAL. ESSAI DE COMPARAISON AVEC L'HIMALAYA

par
GÉRARD G. AYMONIN

et
RAJ KUMAR GUPTA

SOMMAIRE

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Il est toujours délicat, même dans les régions où les connaissances floristiques et les interprétations phytocénotiques sont relativement précises, de tenter d'esquisser une synthèse basée sur des comparaisons locales.

Depuis longtemps déjà, de nombreux auteurs se sont intéressés au problème de la végétation de l'ensemble de ce que l'on nomme le « système

alpin » au sens géologique classique, et des travaux furent publiés dès 1850. Plus récemment, de nouvelles recherches ont permis de préciser la nature, la composition et l'étagement des formations végétales dans l'Himalaya (32, 34, 48), et un essai de comparaison avec certaines chaînes montagneuses ouest-asiatiques et européennes a été tenté (35).

Le but de cet article n'est pas de décrire la végétation dans son ensemble, mais plutôt de considérer comment il est possible d'apporter des éléments pour dresser un parallèle à grande échelle. A cette fin, les limites des types de végétation les plus importants seront prises comme bases de discussion.

D'abord circonscrite à certains massifs seulement (Pyrénées, Alpes, Caucase, régions turco-iraniennes, Afghanistan, Asie centrale, Himalaya, Szechuan), cette étude ne pouvait cependant ignorer les problèmes posés par la Sierra Nevada d'Espagne, les massifs atlasiques, la haute chaîne de l'Elbourz, les montagnes du Taurus au contact même des déserts d'Arabie.

Une autre remarque essentielle s'impose : les Himalayas[1] forment un massif montagneux très élevé, absolument continu d'est en ouest sur 2.500 km du Dapsang (Karakorum, 8600 m) au Namcha Barwa (7750 m, à l'est); encore faut-il ajouter que les massifs du Changtu et du Yunnan ne sont séparés de l'Himalaya proprement dit que par le défilé du Brahmapoutre à plus de 3.000 m d'altitude et que le col de Baroghil (entre Karakorum et Hindoukouch) est à 3.800 m. Au total, le long d'une série de chaînes de montagnes de quelques 5.000 km, les altitudes les plus inférieures (petits bassins ou cols) sont de l'ordre de 3.000 m. Au contraire, il n'existe aucune continuité de cet ordre dans les massifs élevés situés plus à l'ouest, et les bassins fluviaux séparant les principales chaînes sont généralement compris entre 1500 et 0 m. Cette constatation est évidemment importante quand on veut parler d'unité ou de discontinuité, tant du point de vue climatique que du point de vue phytogéographique.

Enfin, les montagnes méridionales de l'Atlas qui atteignent 28° N ne sont pas en contact avec d'autres systèmes montagneux importants vers le sud; les grands pitons sahariens sont isolés à la fois des Atlas et des hauts sommets centre-africains; une même remarque est applicable à propos du Moyen-Orient. Pour l'Himalaya au contraire, il faut noter la continuité avec les hautes montagnes du Siam et de Chine, de même que la continuité vers l'Altaï.

D'autre part, les comparaisons sur la végétation sont essentiellement basées sur les formations ligneuses, parce que ce sont elles qui ont servi, dans la majorité des cas, à définir des limites. Il est certain qu'actuellement, elles sont mieux connues que les formations herbacées dont les compositions n'ont été étudiées d'une façon approfondie que dans certaines régions. De plus, les documents fossiles qui peuvent servir à étayer des hypothèses sur l'histoire des flores appartiennent souvent à des élé-

1. On désigne parfois au pluriel l'ensemble des massifs.

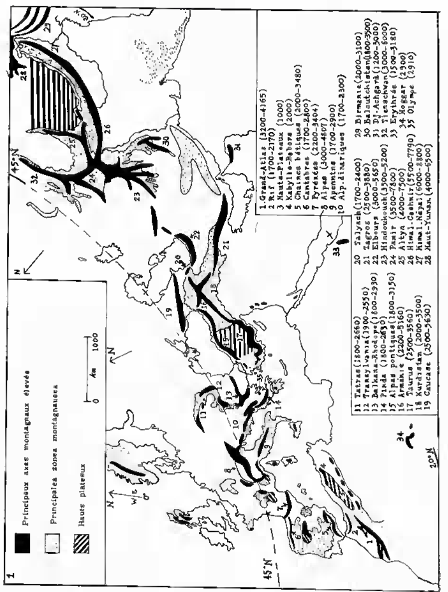


Fig. 1. — Carte montrant la localisation des principaux massifs montagneux cités. Les nombres ( ) indiquent les altitudes moyennes approximatives des hautes-chaînes et l'altitude maximum du massif considéré.

ments ligneux dont la conservation est meilleure. On ne cherchera donc pas à trouver dans ces pages des analyses détaillées de la composition floristique des formations qui pourront être citées.

Nous ajouterons également que, dans la mesure du possible, nous avons essayé de demeurer sur un plan descriptif, sans entrer dans des discussions sur les conceptions diverses que les auteurs ont pu se faire de certaines limites, de certains problèmes, spécialement de la causalité et de l'origine des peuplements actuels; en effet, des opinions très divergentes se sont fait jour dans les pays où les études phytogéographiques sont avancées, alors que dans d'autres cas (Europe du sud-est, Turquie, Iran, etc.) des questions telles la limite des étages méditerranéens, du domaine méditerranéo-montagnard, des influences continentales, etc., n'ont pratiquement pas été abordées.

I. — FORMATIONS VÉGÉTALES ET ÉTAGES DE VÉGÉTATION DANS LES MASSIFS OCCIDENTAUX

Nous comprendrons ici un ensemble de montagnes d'âge alpin (ou ravivées par les plissements alpins) qui s'étend sur un arc d'environ 4.500 km. Cet ensemble est morcelé et constitué de massifs très distincts les uns des autres, séparés par des effondrements ou des zones très basses; chacun d'eux paraît constituer, pour les biogéographes, une entité bien délimitée, dans laquelle existent des espèces caractéristiques qui créent un endémisme local plus ou moins ancien (paléo, patro ou schizo-endémisme de Favarger).

Ces diverses montagnes présentent à la fois des formations végétales homologues ou comparables, et seulement quelques étages de végétation analogues.

A. LES MONTAGNES ATLASIQUES.

L'ensemble des massifs est grossièrement orienté WSW-ENE, avec une inclinaison NE-SW plus marquée dans la zone marocaine. La distribution de la végétation est liée à trois facteurs essentiels : la présence simultanée de trois influences climatiques, saharienne, océanique (peu marquée) et méditerranéenne, l'extension assez grande en latitude (28° N-37° N), les dénivellations brutales de quelques centaines de mètres à plus de 4.000 m.

Les étages que l'on rencontre sont donc assez sensiblement différents du sud au nord. Dans le Sud, au contact du Bani, les zones les plus inférieures sont occupées par l'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels), seule Sapotacée à atteindre le bassin méditerranéen occidental. Se développent successivement ensuite les formations à *Callitris articulata* (Vahl.) Murb., puis à *Juniperus phoenicea* L. En altitude, on note les groupements à *Quercus Ilex* L. puis à *Juniperus thurifera* L. Au sein de ces dernières formations, et surtout en versant non saharien, existent des îlots de *Cupressus*

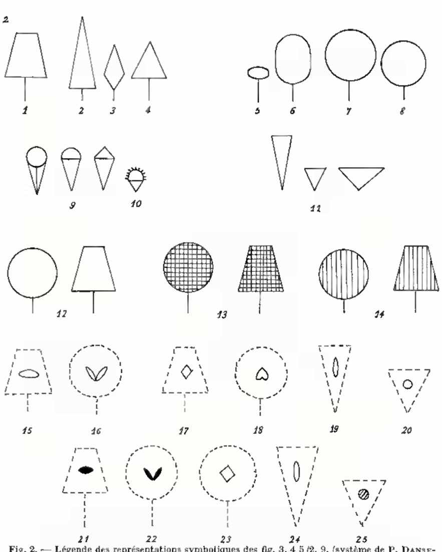


Fig. 2. — Légende des représentations symboliques des fig. 3, 4 5/2, 9. (système de P. DANSEREAU, modifié). **Silhouettes (1-11).** — Arbres (**1-8**), Conifères (**1-4**) : **1**, *Cedrus*, *Larix*; **2**, *Picea*, *Abies*; **3**, *Juniperus*; **4**, *Pinus*, *Tsuga*, etc.; Feuillus (**5-8**); Arbustes et Arbrisseaux (**9-10**); Herbacées et Graminées (**11**).

Figuré du fond 12, feuillage décidu; **13**, sempervirent; **14**, semi-décidu.

Sigles inscrits Formes des feuilles (**15-20**) — 15, aiguilles, épines; **16**, f. composées; **17**, f. moyennes (mésophylles); **18**, f. grandes (méga- et macrophylles); **19**, f. graminoïdes; **20**, f. thalloïdes. — Structures des feuilles (**21-25**) — **21-22**; sclérophyllie; **23-24**, f. membraneuses; **25**, très fines.

sempervirens L., *Pinus halepensis* Mill., *Quercus faginea lam.*, *Q. suber* L. L'étage alpin est typiquement constitué par la « garrigue à chaméxérophytes épineux », spécialement les genres *Erinacea*, *Cytisus*, *Arenaria*, *Vella*, *Alyssum*, auxquels peuvent se mêler, même au-dessus de 3.000 m, les *Juniperus Oxycedrus* L. et J. *communis* L. Cette garrigue peut laisser place à des formations alpines ne comprenant que des espèces à appareil végétatif aérien herbacé.

Plus au nord, c'est-à-dire dans la partie centrale de l'Atlas occidental, la succession altitudinale peut ainsi être schématisée : groupements de l'*Oleo-Lentiсetum*, souvent secondaires, avec *Olea europaea*, *Pistacia Lentiscus* L., *Chamaerops humilis* L. Le Chêne liège (*Quercus suber* L.) peut prendre une large extension forestière. La Callitriaie et la Chênaie verte demeurent encore les formations les plus caractéristiques des altitudes moyennes, la première plus xérophile que la seconde, habitant les régions les plus « méditerranéennes ». Les forêts très localisées de Chêne zeen (*Quercus faginea* Lam.) prennent place dans ces zones, ne dépassant guère 1.500 m. La formation qui prend en montagne une grande extension est sans conteste la Cédraie dont les limites, en tant qu'étage de végétation bien développé, paraissent s'inscrire entre 1.800 et 2.500 m, avec des minima vers 1300 m, des records vers 2.800 m. Généralement, les forêts à *Cedrus atlantica* Man. s'étendent au sein de l'étage du *Juniperus thurifera* (1800-3000 m) ou bien lui sont inférieures. Le Genévrier thurifère est d'ailleurs habituellement le témoin des Cédraies disparues; il peut être aussi un pionnier dans l'étage alpin, au sein des groupements à xérophytes épineux. Parmi les autres essences pouvant prendre localement une certaine importance dans le peuplement végétal du Maghreb occidental, en dehors du *Pinus halepensis*, il faut rappeler l'existence de l'*Abies Pinsapo* Boiss. ssp. *marocana* (Trab.) Emb. et Maire entre 1500 et 2000 m dans le Rif, avec çà et là, le Pin maritime, *Sorbus aria*, l'If (*Taxus baccata* L.), un Érable.

Dans le Maghreb central et oriental, où les différences altitudinales sont d'ailleurs beaucoup plus faibles (2.300 m dans les Aurès), on assiste à l'extinction progressive de la Callitriaie au profit soit de la forêt à *Pinus halepensis* Mill., soit des formations à *Olea-Pistacia-Chamaerops*. Les conditions climatiques (écrans montagneux limitant les influences maritimes) déterminent d'ailleurs souvent la répartition des grandes formations végétales, plus que l'altitude. On retrouvera cependant une organisation assez semblable à celle mentionnée pour l'Atlas occidental; par exemple, dans le massif des Babors, on pourra noter, dans les zones inférieures : forêt à *Pinus pinaster* Soland., formations caducifoliées soit à *Fraxinus*, soit à *Quercus faginea* Lam.[1], grand développement des forêts à *Quercus suber* (versant maritime), *Quercus Ilex* (versant continental), et en altitude (1700-2000 m) Cédraie à *Cedrus atlantica* et Sapinières à *Abies numidica* De Lan. L'étage des xérophytes n'a qu'une importance réduite. Sur le

1. L'espèce est prise au sens de la Flore de l'Afrique du Nord de R. Maire. Notons aussi la présence du *Quercus Afares* Pomel.

versant saharien, il y a une complète disparition des étages caducifoliés, les formations à *Juniperus phoenicea* et celles à *Pinus halepensis* étant les seules largement représentées. Le relief de hauts-plateaux du Maghreb central est déterminant pour expliquer l'extension en altitude des steppes (*Artemisia* et *Stipa*) et les groupements à *Zizyphus Lotus*.

Si l'on tente de retenir quelques caractères généraux, on peut résumer ainsi : dominance très marquée des forêts sempervirentes, avec grande importance de quelques Conifères, spécialement dans les conditions limites de l'existence des formations arborées aux confins du désert saharien (étages à Genévriers); forêt « subalpine » (montagnarde supérieure) constituée par des Cédraies, rarement par des Sapinières, avec très faibles pourcentages d'essences caducifoliées, et ceci presque exclusivement dans l'extrême nord; étages montagnard et collinéen essentiellement formés par des Chênes à feuilles persistantes; étage alpin comprenant une zone à sous-arbrisseaux épineux.

Les Laurisilves, présentes aux Canaries, sont totalement absentes du Maghreb.

B. LES CORDILLIÈRES BÉTIQUES (SIERRA NEVADA)

S'élevant assez brutalement des rives de la Méditerranée à plus de 3.400 m, la Sierra Nevada ne diffère pas fondamentalement des montagnes nord-africaines, sauf par quelques caractères négatifs, dont le non développement d'un étage du *Juniperus thurifera* et surtout l'absence totale des Cèdres. Les formations de basse altitude, jusque vers 1000-1200 m comprennent également *Pinus halepensis*, *Quercus suber*, *Quercus Ilex*, mais ici le *Quercus faginea* (*Q. lusitanica* Lam. s. l.) prend une assez grande importance de 500 à 1500 ou 1800 m. A sa limite supérieure, il peut comprendre des peuplements de *Juglans regia* L. et Châtaignier. Le *Quercus Toza* Bosc., assez localisé en Afrique du Nord, peut ici être considéré comme un élément assez significatif de la zone montagnarde supérieure, entre 1500 et 2000 m, où l'on rencontre occasionnellement, en quelques points l'*Abies Pinsapo* Boiss., ainsi que l'If (*Taxus baccata* L.), le Pin silvestre, souvent en versants nords. Les Genévriers d'altitude sont essentiellement le *J. nana* Willd, et le *J. sabina* L. qui sont les seuls nanophanérophytes atteignant 3.000 m.

La végétation alpine est également représentée par un étage à xérophytes épineux (*Erinacea*, *Vella*, *Arenaria pungens* Clem., *Astragalus nevadensis* Boiss.), et par des groupements herbacés où l'on doit noter *Saxifraga mixta*, *Gregoria*, *Gentiana alpina* Vill., un *Aconitum*, etc.

On doit signaler aussi que, parmi les caractéristiques des étages inférieurs, tant au Maghreb que dans le sud de l'Espagne, figurent les plantes des maquis et des garrigues dont l'extension est à peu près périméditerranéenne (*Cistus*, *Arbutus*, *Erica arborea* L., etc.).

Ajoutons que, dans l'est de l'Espagne, se développe un étage (montagnard inférieur = méditerranéen supérieur d'Ozenda) caractérisé par le Pin de Salzmann. (*Pinus nigra* Arn. ssp. *Salzmannii* (Dunal) Franco).

C. LES PYRÉNÉES

Ce massif de 400 km de long orienté presque est-ouest, est isolé de toute autre chaîne dans toute sa partie orientale, mais par contre ses limites sont moins précises à l'ouest où il y a une interpénétration complexe avec les chaînes cantabriques, et donc une continuité montagneuse avec les plateaux de Castille. Le système pyrénéo-cantabrique s'étend au total sur plus de 1 000 km.

L'altitude semble ici un important facteur de distribution de la végétation, spécialement dans la partie orientale où la limite de l'Olivier est voisine de 500-700 m. Au-dessous, on peut parler d'étage méditerranéen typique, avec des espèces telles que *Quercus suber*, *Quercus Ilex*, *Erica arborea* L. avec développement du maquis silicicole (*Calycotome spinosa* L., *Cistus monspeliensis* L., *Lavandula stoechas* L., etc.) ou des garrigues calcicoles à *Thymus vulgaris*, *Lavandula latifolia* (L.) Vill., *Rosmarinus officinalis* L., *Genista scorpius* DC. Les Pins sont plus ou moins dispersés dans cette région où, dans l'étage inférieur, ils ne sont pas caractéristiques. Au-dessus, il existe un étage que les auteurs s'accordent à considérer comme méditerranéen-montagnard formé par une forêt décidue où domine le Chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd. = *Q. lanuginosa* Lam.). Sur sol siliceux, ou sur sols calcaires plus ou moins décalcifiés, il n'est pas rare que cet étage soit mixte : Chêne pubescent et Châtaignier (*Castanea sativa* Mill.); cependant il faut bien se remémorer le fait que la spontanéité du Châtaignier est fréquemment mise en doute, et que de toutes façons l'extension actuelle de cet arbre, en peuplements mixtes ou en peuplements purs, est une conséquence indubitable de son utilisation, donc de sa protection, par l'homme depuis le IVe ou le Ve siècle avant Jésus-Christ. A la limite des Chênaies sempervirentes et de la Chênaie pubescente on trouve localement un étage formé par un Pin d'affinité plus orientale, le Pin Laricio de Salzmann (*Pinus Salzmanni* Dunal). Au-dessus, et plus particulièrement sur le versant nord de la chaîne tout au moins en ce qui concerne la partie orientale, on note le développement d'une forêt typiquement mixte, comprenant souvent en mélanges équivalents une essence sempervirente et une essence caducifoliée. Il s'agit de la Hêtraie-Sapinière (*Abieto-Fagetum* s.l.), constituée par *Fagus silvatica* L. et *Abies alba* Mill (= *A. pectinata* Lam.). On peut appliquer à cette formation l'épithète de montagnarde supérieure ou de subalpine inférieure, sa signification et sa localisation altitudinale variant assez nettement selon que l'on examine le cas du Mont Canigou ou celui des Pré-Pyrénées de l'Aude. Le Hêtre ne se trouve pas aux Pyrénées à sa limite sud qui, en réalité, est proche du parallèle de Madrid, par contre le Sapin pectiné ne transgresse pas les Cantabres orientales, ni vers le sud, ni vers l'ouest. La Hêtraie-Sapinière prospère plus particulièrement en climat froid, avec une humidité constante sous forme de brouillards. Dès que la sècheresse augmente, cette formation disparaît, qu'il s'agisse des limites inférieures ou supérieures. Dans ces dernières, le remplacement s'effectue grâce au Pin de montagne (*Pinus uncinata* Ram. = *P. montana*

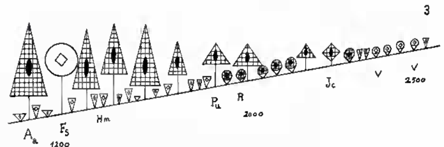


Fig. 3. — Représentation symbolique des peuplements ligneux d'altitude.
1, Atlas marocain. — Qi : *Quercus Ilex*; Ca : *Cedrus atlantica*; Cy : *Cytisus*; Jt : *Juniperus thurifera*; Cx : Chaméxérophytes épineux.
2, Chaînes bétiques (Sierra Nevada). — Ap : *Abies Pinsapo*; Qf : *Quercus faginea*; Cs : *Castanea*; Qp : *Quercus pyrenaica*; Ps : *Pinus silvestris*; Cl : *Cistus laurifolius*; Ad : *Adenocarpus*; B : *Berberis*; Fg : *Festuca granatensis*; Cx : Chaméxérophytes.
3, Pyrénées de l'Est. — Aa : *Abies alba*; Fs : *Fagus silvatica*; Hm : Herbacées des mégaphorbiaies; Pu : *Pinus uncinata*; R : *Rhododendron*; Jc : *Juniperus communis*; V : *Vaccinium*.

Mill. var. *uncinata* Willk.), parfois mêlé au Bouleau. Aux limites supérieures de la végétation ligneuse nanophanérophytique, on note la formation de la lande subalpine à *Rhododendron ferrugineum* L. ou à *Genista purgans* L.

L'étage alpin proprement dit atteignant 2 800 m comprend, aux Pyrénées, un grand nombre d'endémiques locales; la partie orientale abrite de nombreux *Saxifraga* en coussinets, ainsi que le *Senecio leucophyllus*. Cet étage alpin est surtout un étage d'herbacées, les seuls xérophytes épineux atteignant les Pyrénées orientales se trouvent à des altitudes plus faibles (*Astragalus nevadensis* Boiss., *Erinacea pungens* Boiss.). On peut remarquer que la Hêtraie peut être fréquemment remplacée, à son niveau altitudinal, mais en situations sèches, par des Pineraies à *Pinus silvestris*.

Ce schéma se modifie quelque peu dans les Pyrénées centrales, les Pyrénées occidentales et surtout les Cantabres, où les groupements mixtes à Conifères et Hêtre s'effacent plus ou moins et où, l'altitude décroissant, des formations caducifoliées pluri-spécifiques vont prendre une plus large extension. Il s'agit en particulier des Chênaies, mais on note la raréfaction et la disparition du *Quercus pubescens*, une augmentation parallèle des Chênes du groupe *Quercus Robur* s.l. (soit *Q. Robur* L.s.s. = *Q. pedunculata* Ehrh., soit *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl. = *Q. sessiliflora* Salisb.) et surtout la réapparition, en zone atlantique, du *Quercus Toza* Bosc. (= *Q. pyrenaica* DC.), qui couvre de larges surfaces dans les divers massifs de l'Espagne nord-occidentale, au contact soit de restes de la Hêtraie au nord, soit de la Chênaie à *Quercus lusitanica* Lam. (*Q. faginea* Lam. p.p.). Le Châtaignier demeure assez fréquent. Les dérivés arbustifs de ces forêts appartiennent au type « lande atlantique », avec disparition du *Genista purgans*, mais dominance des *Ulex* de la sous-sect. *Neowillkommia* (Roth.) C. Vic. (*U. europaeus* L., *U. minor* Roth.) et des *Erica*.

L'étage alpin s'efface quelque peu dans l'ouest de la Chaîne des Pyrénées; par contre, il est caractérisé dans les Pyrénées centrales par un lot d'endémiques important, spécialement dans le genre *Androsace*, avec aussi *Ramonda* et *Dioscorea*.

Les 300 km qui séparent les montagnes pyrénéo-cantabriques de la Chaîne des Alpes ont certainement moins de signification, sur le plan biogéographique, que les 300 km qui séparent la Sierra de Credos de la Sierra Nevada, tout au moins en ce qui concerne les étages de végétation.

En effet, entre Pyrénées et Alpes existent des massifs d'assez faible altitude (1 700 m) qui ont joué un rôle de relai et sans doute de refuge pour beaucoup de plantes subalpines et montagnardes.

D. LES ALPES

Le plus important des massifs montagneux européens s'étend en arc de cercle sur 900 km de long seulement, avec une amplitude latitudinale maximale de 400 km en France et env. 300 km au Tyrol. Les Alpes

sont, en tant que montagnes, au contact direct de la Méditerranée en deux régions : la Provence française, les Alpes Juliennes et le Karst en Yougoslavie. De plus, elles sont en continuité avec une étroite chaîne nord-ouest-sud-est constituée par les Apennins et les Abruzzes (2 900 m), chaîne dont les dépendances méridionales atteignent 38° N. et ne sont séparées de l'Etna que par un détroit de quelques kilomètres. Les Alpes ne sont d'autre part séparées que par des dépressions assez peu sensibles des massifs calcaires dinariques qui eux mêmes sont indistincts du Pinde, du Rhodope et des Balkans. La chaîne culmine à 4 800 m (Mont Blanc, 46° N.) mais les altitudes moyennes s'échelonnent entre 2 800 et 3 400 m, avec des cols situés presque toujours à plus de 1 600 m.

La flore arborescente des Alpes est nettement plus riche que celle des Pyrénées, si bien que les relations entre les diverses formations végétales ou les divers étages se compliquent nécessairement. De plus, on doit considérer comme fondamentale la distinction entre « Alpes externes » et « Alpes internes », ces dernières encerclant la plaine du Pô, les autres faisant face à l'ouest et au nord.

Les étages de végétation dans les Alpes demeurent peu dissemblables de ceux qui existent dans les Pyrénées, mais leur composition varie. Les étages collinéens (méditerranéens) n'occupent que les régions périphériques méridionales, avec surtout *Quercus Ilex*, *Juniperus Oxycedrus* L., et jusque vers 1 200 m, une formation assez caractéristique, la Chênaie pubescente à Buis dans laquelle le *Juniperus phoenicea* L. peut prendre une large extension. Cette Chênaie pubescente laisse place, spécialement au contact des Alpes ligures, à l'Ostryaie (*Ostrya carpinifolia* Scop.). La Chênaie pubescente garde un développement considérable tout au long des Alpes externes françaises (Préalpes), restant immédiatement inférieure à l'étage « montagnard » (étages montagnard supérieur et subalpin inférieur), lequel est classiquement occupé par la Hêtraie-Sapinière, avec toutefois une modification très importante : la transformation en Pessière, c'est-à-dire une forêt sempervirente à Epicea (*Picea excelsa* (Lam.) Lk.) qui peut devenir exclusive dans les conditions les plus froides (*Piceetum subalpinum* avec passage au *Sphagno-Piceetum* à Lycopodes).

Au-dessus de l'étage du Hêtre, on peut trouver soit le passage direct à la lande à Ericacées (*Rhododendron*, *Vaccinium*, *Loiseleuria*, pas d'*Erica*), avec des Aulnes arbustifs (*Alnus viridis* (Chaix) DC.), soit une forêt à *Pinus montana* var. *uncinata*. En versant sec, cette Hêtraie est remplacée par des Pineraies (*Pinus silvestris* L. jusque vers 2 000 m); dans les Alpes internes, l'ensemble des formations de la Hêtraie-Sapinière peut disparaître au profit du Mélezein (forêt décidue à *Larix europaea* Lam. = *L. decidua* Mill.), forêt rare ou absente dans les Alpes externes.

Vers le nord et l'est, à partir du Lac Léman, les Chênaies pubescentes s'effacent presque totalement pour laisser place aux groupements mixtes caducifoliés qui occupent l'étage inférieur (collinéen), avec *Quercus pedunculata* (= *Q. Robur* L.s.s.) et *Q. sessiliflora* (= *Q. petraea*) et enrichissement en Charme, parfois en Hêtre, en Erables, ou en Bouleau. La Hêtraie-Sapinière et les Pessières gardent un très large développement

jusqu'à l'extrémité orientale de la Chaîne (Vienne). Par contre, l'étage montagnard supérieur (étage subalpin inférieur) s'enrichit avec le grand développement des forêts à *Pinus Cembra* L. et l'apparition des autres variétés du *Pinus montana*, les *Pinus pumilio* Willk. et *P. Mughus* Willk. (= *P. mugo* Turra).

L'extrémité orientale des Alpes comporte aussi, dans les altitudes inférieures, entre 500 et 1 500 m, un étage sempervirent à *Pinus nigra* Arn. ssp. *austriaca* Host. (= *P. Laricio* Poir. var. *austriaca* Ant.), avec strates inférieures formées soit de sous-arbrisseaux épineux (*Berberis*, *Rubus*, *Crataegus*), soit de sous-arbrisseaux sclérophylles (*Erica carnea*, *Daphne cneorum*, *Polygala chamaebuxus* L.).

Les étages subalpin supérieur, alpin et nival des Alpes sont extrêmement riches, et complexes; on y constate la grande importance des prairies alpines (*Trisetum*, *Festuca*, etc.), une remarquable différenciation de nombreux genres (*Gentiana*, *Saxifraga*, *Primula*, *Thlaspi*, *Arabis*). L'étage alpin est souvent caractérisé par des endémismes spécifiques locaux très accentués (*Berardia subacaulis* L., *Daphne striata* Tratt., *Saxifraga Seguieri* Spr., *Saponaria pumila* (Saint-Lager) Janchen, *Phyteuma comosum* L., etc.).

Les étages forestiers des chaînes des Carpathes, de Transylvanie, des Alpes dinariques et des Balkans septentrionaux sont assez semblables à ceux des Grandes Alpes, malgré des modifications locales.

On doit cependant mentionner un certain nombre de faits concernant l'extrême sud-est méditerranéen de l'Europe, région qui demeure d'ailleurs moins bien connue, ceci en comparaison de l'Italie ou de l'Espagne méridionales. Tout d'abord, la Hêtraie semble passer très progressivement à une formation à *Fagus orientalis* Lipsky qui occupe une position semblable dans l'étagement de la végétation, au-dessus, altitudinalement, de divers types de Chênaies mixtes comprenant fréquemment de forts pourcentages d'espèces sempervirentes (*Q. Ilex*, *Q. macedonica* DC., *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. conferta* Kit., *Ostrya carpinifolia*). S'il arrive parfois que la formation ne soit composée que de feuillus (forêt de Polydrosos, par exemple), l'enrichissement en Conifères paraît assez général; il s'agit le plus souvent du *Pinus nigra* Arn. (sous des formes diverses, Pin Laricio de Calabre, *Pinus Pallasiana* Lamb., etc.). Au niveau de la Hêtraie, et au-dessus, le *Pinus leucodermis* Ant. (*P. Heildreichii* Christ.) paraît la seule essence de ce genre ayant une répartition assez large et occupant une position écologique comparable à celles des *P. montana* ou *P. Cembra* des régions plus occidentales; c'est le cas, typiquement, dans les massifs de l'Olympe de Thessalie, du Smolika ou du Gamila en Epire. Très localement, en Macédoine, Albanie et Bulgarie, le *Pinus Peuce* Gris. et le *Picea omorica* (Pançik) Willk. prennent place dans les groupements de l'étage montagnard (subalpin inférieur).

En Grèce, les Sapinières sont généralement plus différenciées que dans les Alpes ou les Pyrénées françaises, du fait que l'essence boréale (*Abies pectinata*) se trouve, par l'intermédiaire du massif du Pinde, au contact d'une des espèces méditerranéennes thermophiles, l'*Abies*

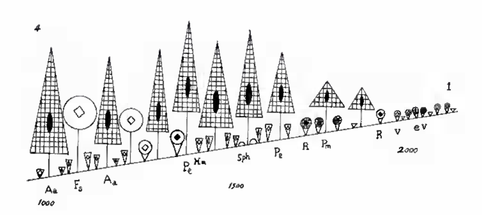
cephalonica Loud. Il en résulte l'existence d'un complexe, à la fois sur le plan systématique et phytogéographique, l'essence occupant le Pinde moyen (Peristeri, Tymphi, etc.), généralement connue sous le nom d'*Abies Borissii-Regis* Mattf., pouvant occuper, soit sur calcaires, soit sur roches minéralisées, des stations très ensoleillées comme des milieux fréquemment soumis aux brouillards. Quant à l'*Abies cephalonica*, il devient exclusif, sous diverses formes, dans les massifs montagneux du sud et de l'est de la Grèce, occupant très souvent des situations comparables à celles des *Abies Pinsapo* Boiss., *A. nebrodensis* Mattei ou *Abies cilicica* Carr., subordonnant des groupements très différents de ceux de l'*Abieto-Fagetum* centro-européen (par ex. Sapinières à *Geranium lucidum* L.). Quelques formations arborées bien organisées atteignent 2 400 m (versant est du Gamila), formées presque exclusivement par le *Juniperus foetidissima* Willd. dont l'amplitude altitudinale peut être comparée à celle du *J. thurifera* au Maroc. Cependant le *J. drupacea* Labill. le remplace fréquemment au niveau des Chênaies ou des Hêtraies.

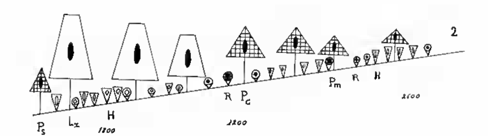
Parmi les essences dont il convient de rappeler l'existence, citons le Marronnier (*Aesculus Hippocastanum* (Tourn.) L.), espèce occupant des gorges rocailleuses ombragées, et le *Zetkova cretica* Spach espèce problématique actuellement rélictuelle (= *Z. abelica* (Lam.) Boiss.).

Sur un plan plus général, à propos des formations végétales montagnardes, on peut noter que les derniers vestiges de là garrigue altimontane à xérophytes épineux ne dépassent guère, en tant que formations organisées, l'Espagne centro-orientale, quelques espèces atteignant la ligne Lyon-Nice vers les Alpes. Une formation comparable, mais non homologue, comprenant des chaméphytes ligneux et un pourcentage fréquemment important d'herbacées, se développe souvent dans les montagnes périméditerranéennes nord-occidentales, les espèces spinescentes étant rares. La forêt à *Juniperus thurifera* est réduite à quelques peuplements et ne forme d'étage ni dans les Alpes ni dans les Pyrénées. La forêt de Pin Laricio atteint à l'ouest l'Espagne du nord. L'étage de l'*Ostrya* atteint à l'ouest la Corse et les Alpes maritimes, avec cependant des vestiges en Espagne du nord. Les Pessières ne dépassent pas les Grandes Alpes occidentales vers l'ouest.

Les genres les plus différenciés sont les genres *Quercus* (une dizaine d'espèces), *Pinus* (6 grandes espèces, deux relativement diversifiées), *Abies* (5 espèces).

Dans l'ensemble des territoires occidentaux du système alpin, on peut admettre que les étages de végétation homologues s'abaissent progressivement du sud vers le nord, avec seulement des accidents locaux et une certaine tendance à l'unité dans les régions les plus atlantiques, ou les plus septentrionales, ceci en raison, dans le premier cas, de l'homogénéisation des conditions climatiques, dans le deuxième cas, du rétrécissement des limites altitudinales qui permettent le maintien de groupements arborescents. A l'ensemble de ces données purement descriptives,





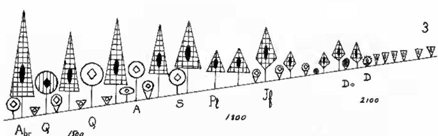


Fig. 4. — Représentation symbolique des peuplements ligneux d'altitude.

1, Alpes humides et froides. — Aa : *Abies alba*; Fs : *Fagus silvatica*; Pe : *Picea excelsa*; Hm : herbacées de mégaphorbiaies; Sph : Sphaignes; Pm : *Pinus montana*; R : *Rhododendron*; V : *Vaccinium*; e : *Empetrum*.

2, Alpes sèches. — Ps : *Pinus silvestris* ; Lx : *Larix europaea*; Pc : *Pinus Cembro*; Pm : *Pinus montana*; R : *Rhododendron*; H : grandes graminées (p. ex. *Festuca spadicea*).

3, Massif du Pinde. — A br : *Abies Borisii-Regis*; Q : *Quercus* div. sp.; A : *Acer* gr. *monspessulanum*; S : *Sorbus* gr. *torminalis*; Pl : *Pinus leucodermis*; Jf : *Juniperus foetidissima*; D : *Drypis*; Do : *Daphne* gr. *oleoïdes*

il convient d'ajouter que les conséquences du phénomène géologique des glaciations furent un appauvrissement marqué de la flore, spécialement au nord du 48e parallèle, mais aussi dans toute l'Europe du sud, insulaire ou non, appauvrissement qui se fit sentir spécialement dans la flore forestière par suite de la disparition d'une « forêt européenne tertiaire » dont les seuls vestiges occidentaux sont actuellement cantonnés aux Canaries, et, sous forme de reliques, au Portugal.

En ce qui concerne les assimilations qu'il conviendrait d'effectuer, il nous semble que la Cédraie et surtout les Junipéraies à Thurifère doivent être considérées comme correspondant plutôt à un étage de type montagnard supérieur ou subalpin inférieur qu'à un étage montagnard comparable au « méditerranée-montagnard » de France. Les Cédraies et Junipéraies méditerranéennes sont des formations d'altitude dont la réalisation paraît liée, comme c'est le cas pour le Mélézein, à l'existence d'une grande luminosité atmosphérique et d'assez longues périodes non pluvieuses.

II. LES GRANDS MASSIFS MONTAGNEUX DU MOYEN-ORIENT (régions caucaso-pontiques et irano-tauriques).

Ces massifs complexes sont situés au centre du système alpin du Vieux monde, distants de 4 000 km de l'Atlas et de 4 000 km de l'est-Himalayen.

Ils s'étendent au total sur 2 500 km d'ouest en est (axe Taurus-Elbourz) et sur près de 3 000 km du nord-ouest au sud-est (axe Caucase-Zagros).

Ils comprennent 5 grandes chaînes, dont deux bien individualisées et nettement séparées par des zones basses, le Caucase (culminant à 5 600 m, au Mont Elbrous) et l'Elbourz (Albourz, culminant à près de 5 700 m au Demavend, mais dont les altitudes se situent généralement entre 3 500 et 4 200 m, le haut piton du Demavend étant un volcan). Les trois autres chaînes, moins élevées, s'estompent totalement à leur contact en formant un lourd massif élevé (2 000-3 000 m) constituant les « plateaux » arméno-kurdes, avec des sommets de plus de 4 000 m, et des cônes volcaniques de plus de 5 000 m (Ararats); ces chaînes sont les Alpes Pontiques, coupées de nombreuses vallées, et s'élevant progressivement d'ouest en est des altitudes 2 500 jusqu'à plus 3 800 m (Lazistan), le Taurus, bordant la Méditerranée (2 500-4 000 m), le Zagros séparant l'Iran de l'Irak (env. 3 000 m).

E. LES ALPES PONTIQUES

Le facteur le plus important qui détermine la répartition des grandes formations végétales de cette région est sans conteste la disposition des massifs par rapport aux influences climatiques de la Mer Noire, et l'étagement des principaux types caducifoliés ou sempervirents ou mixtes

est fondamentalement différent entre les versants nord maritimes et les versants sud continentaux. L'image est un peu la même qu'en ce qui concerne Alpes externes et Alpes internes si l'on suppose que — grossièrement — le Melèze est remplacé en Turquie septentrionale par le *Pinus nigra* Arn.

Il s'agit bien entendu d'une image, car la biologie du Pin noir de Turquie est plus souple et son amplitude écologique plus large que celles du Mélèze des Alpes. On peut schématiser deux types d'étagement en prenant par exemple l'Uludag (env. 2 500 m) à l'ouest et le Kaçkar Dag (plus de 3 000 m) à l'est. Au-dessus d'un étage collinéen de type méditerranéen, on observe à l'Uludag des formations de Chênaie-Charmaie (*Quercus* gr. *pubescens* -*Carpinus orientalis* Mill.) atteignant 1 200-1 500 m et jouxtant une Hêtraie-Sapinière (étage montagnard-supérieur/subalpin inférieur), avec *Fagus orientalis* Lipsky, *Abies Bornmulleriana* Mattf. (remplacé dans l'extrême ouest par *A. equi-trojani* Asch. et Sint.), parfois aussi *Juniperus communis*. Cette Hêtraie-Sapinière ne correspond pas à l'*Abieto-Fagetum* des Alpes car son sous-bois est assez différent; elle prend cependant son plein développement dans les conditions les plus fraîches et humides de la côte pontique, de Zonguldak aux environs de Trabzon. En situation sèche, au versant méridional de l'Uludag, la Hêtraie est remplacée par des Pineraies, soit avec *Pinus nigra*, soit aussi avec *Pinus silvestris*, le premier cédant la place au second dans l'est des Alpes pontiques, au contact des plateaux arméniens. Au Lazistan, les étages forestiers s'amincissent, mais s'enrichissent en altitude. En effet, en dehors des formations précédemment décrites, ou les remplaçant, on doit noter la Hêtraie-Sapinière, et surtout la Sapinière, à *Abies Nordmanniana* (Stev.) Spach puis la Pessière à *Picea orientalis* Carr. qui sont en continuité relative, malgré la dépression de Géorgie, avec les mêmes formations du Caucase. Les étages inférieurs de ces régions comprennent d'ailleurs une espèce laurifoliée, le *Nerium Oleander* L.

L'étage subalpin des Alpes pontiques comprend quelques Rhododendrons à grandes fleurs : *R. ponticum* L. (*R. flavum* Don). Mais il faut noter surtout qu'en versants internes, il existe d'ailleurs, supérieurement à une zone de pelouses subalpines, des groupements incluant des xérophytes épineux. L'étage alpin supérieur ne présente pas d'originalité floristique particulière au niveau générique.

F. LES CHAINES DU TAURUS ET LE KURDISTAN

La végétation de ces massifs bordant soit la Méditerranée à l'ouest, soit les déserts syriens à l'est, diffère considérablement de celle des Alpes pontiques, mais on note également une opposition marquée entre les régions occidentales et centrales et la zone orientale.

Le complexe montagneux le plus occidental, entre Izmir et Antalya, possède des formations végétales assez morcelées et très intriquées les unes par rapport aux autres, sans que l'étagement soit facilement définissable; le parallèle qui peut être fait, au moins sur le plan physionomique,

concerne les Chênaies caducifoliées et les groupements méditerranéens de faible altitude dont la correspondance avec ceux de l'Algérie du nord ou de l'Italie du sud peut être envisagée : Chênaies mixtes à *Quercus infectoria* Oliv. (voisin du *Q. lusitanica* Lam.), Pinèdes à *Pinus Brutia* Ten. (espèce très voisine de *P. halepensis*), Chênaies locales à *Quercus aegylops* L., Pineraies locales à *Pinus Pinea* L. Surtout dans les zones internes ou sèches, ces formations qui atteignent 1 500 m, sont en contact avec les forêts à *Pinus nigra*, avec parfois le Chêne pubescent. A la limite de ce que l'on peut homologuer approximativement à l'étage collinéen d'Europe occidentale et à l'étage montagnard inférieur existent, localement, des formations à *Liquidambar orientalis* Mill., seul exemple connu dans le bassin méditerranéen, vestige probable de la « forêt tertiaire ».

Les chaînes du Taurus proprement dit montrent par contre de très belles successions altitudinales, spécialement entre le Cap Anamur et Mersin, mais on note là aussi des changements importants entre les étages au versant méditerranéen et les étages au versant anatolien. Ce que l'on peut homologuer à nos étages méditerranéens (collinéen et montagnard inférieur) s'élève parfois jusqu'à 2 000 m, avec des groupements de Chênaie mixte et Pinède à *Pinus Brutia*, localement enrichis par le Chêne vert (*Quercus Ilex* L.), l'*Arbutus Unedo* L., le Pistachier ou même le *Styrax*. Au-dessus, et cela entre 1 500 et 2 500 m surtout, il semble que l'on puisse parler d'un véritable étage des Genévriers (*Juniperus excelsa* Bieb. et principalement *J. drupacea* Labill.) formé de forêts atteignant 15-20 m de hauteur, prospérant particulièrement en versants secs, avec de très amples peuplements aux confins même des déserts volcaniques du sud-est de Konya. C'est souvent dans ces limites et jusqu'à 2 700-3 000 m que se développent les grandes Cédraies à *Cedrus Libani* Barr. Le Pin noir est encore çà et là abondant, surtout entre 1 000 et 2 000 m, et l'*Abies cilicica* Carr. trouve, généralement dans les gorges ou les montagnes escarpées, des conditions favorables à son installation sous forme de belles forêts.

On ne peut naturellement s'empêcher de comparer le Taurus et le Grand Atlas marocain, avec ces curieux schémas relatifs aux Cédraies et aux Junipéraies par rapport aux influences maritimes et désertiques.

Il est probable que l'on doive considérer l'Euphrate comme une limite biogéographique assez importante en ce qui concerne les formations végétales, et spécialement les formations à Conifères; il semble en effet qu'à l'est du fleuve, les seules formations qui existent soient des Chênaies, d'ailleurs assez complexes, d'où sont exclus presque tous les Gymnospermes (sauf les Genévriers); cette constatation tendrait à rapprocher davantage, sur le plan des formations et des étages de végétation, le Kurdistan méridional des monts du Zagros que de l'Anatolie montagnarde. Cependant, l'étage alpin qui au Taurus comprend un grand pourcentage de xérophytes épineux (*Acantholimum*, etc.) s'estompe quelque peu en Arménie pour laisser place à un « étage subalpin supérieur » caractérisé par l'existence de « pelouses » assez vastes, avec çà et là des îlots boisés.

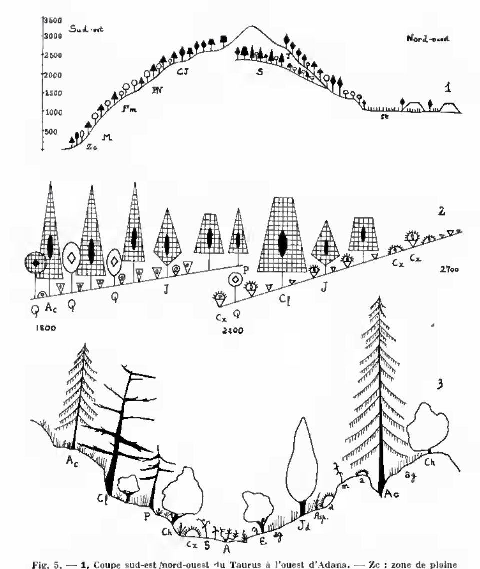


Fig. 5. — **1**, Coupe sud-est /nord-ouest du Taurus à l'ouest d'Adana. — Zc : zone de plaine (Agrumes, Coton); M : Maquis méditerranéen sempervirent; Fm : forêt méditerranéenne à *Pinus Brutia*, *Quercus* div. sp.; PN : forêt montagnarde à *Pinus nigra*, *Quercus infectoria*; CJ : Cédraie-Junipéraie; S : forêt mixte à *Abies cilicica*; st : steppes d'Anatolie.; Junipéraies de zones sèches.

2, Représentation symbolique d'une forêt d'altitude. — Q : *Quercus* div. sp.; Ac : *Abies cilicica*; J : *Juniperus drupacea*; P : *Pinus nigra*; Cl : *Cedrus libani*; Cx : Chaméphytes épineux en coussinets.

3, Transect réel dans un ravin de vallée ouverte au nord, près Buruçek, alt. 1800. — E : *Acer*; Asph. : *Asphodelus*; Ag : *Agropyrum*; A : *Astragalus*; S : *Salvia*; m : *Michauxia*. Autres : id. 2.

G. LE ZAGROS

Cette chaîne qui, du golfe Persique s'étend jusqu'à l'Ararat au nord, est quasiment désertique aujourd'hui. Aussi est-il pratiquement impossible d'y discerner quelles formations végétales pourraient avoir valeur d'étages de végétation, ceci malgré des dénivellations importantes puisque les cotes s'échelonnent entre 0 et 4 000 m. Cependant, si l'on en juge d'après les quelques indications historiques que l'on possède et aussi par les rares documents palynologiques, il semble que des groupements forestiers relativement étendus aient existé jusqu'à une époque récente. Ils sont de toutes manières aujourd'hui relictuels. Ce que l'on peut dire, dans l'état actuel des prospections, n'a peut-être pas une valeur absolument générale pour un massif de plus de 1 000 km de long dont le sud se trouve en région subtropicale. Les formations des pentes inférieures (jusqu'à 1 200-1 700 m) appartiennent aux steppes semi-désertiques (*Ephemera semi-shrub*), avec peuplements arborescents localisés dans les lits des fleuves (*Populus*, *Salix*). Les vestiges de la « forêt » sèche méditerranéenne (étage montagnard inférieur) semblent représentés par quelques chênaies : *Quercus infectoria* Oliv., (plante du groupe *Q. faginea* Lam.), atteignant 3 000 m, *Quercus Libani* Oliv., *Q. persica* Jaub. et Sp. (taxon du groupe *Q. Baloot* Griff.). Les formations subalpines sont essentiellement des « prairie-substeppiques », mal définies, mais d'une très grande richesse floristique en général, avec pourcentages non négligeables de xérophytes épineux et de géophytes appartenant soit aux flores semi-désertiques, soit aux flores altimontanes. Des îlots relictuels d'une forêt sempervirente xérophile d'altitude existent aussi en quelques points, avec jusqu'à près de 3 500 m le *Juniperus excelsa* Bieb.; cette essence peut servir à déterminer un étage homologue du subalpin inférieur (montagnard supérieur d'Europe occidentale), surtout si l'on considère que ses limites altitudinales varient du nord vers le sud entre 1 000-2 000 m environ et 2 500-3 500 m. En ce qui concerne les Pins, ils sont rares (*P. halepensis* s.l., probablement *P. Brutia*).

H. LE CAUCASE

Cette chaîne de près de 1 200 kilomètres de long, orientée NE-SW, et doublée au sud du « Malyy Kavkaz » séparé de l'axe principal par une dépression profonde largement ouverte au sud-est, est sans doute, sur le plan phytogéographique, l'une des plus originales de l'Europe[1]. Cependant, les formations végétales, par leurs physionomies, sinon par leurs compositions, demeurent, au moins quand il s'agit des peuplements arborescents, plus comparables aux Alpes qu'au Taurus ou à l'Atlas.

Quatre types d'influences concourent à diversifier à l'extrême la répartition des principales zones de végétation : influences méditerranéennes au sud et à l'ouest, influences boréales et steppiques au nord et à l'est,

1. Le Caucase est cependant exclu du territoire étudié dans « Flora Europaea », 1964.

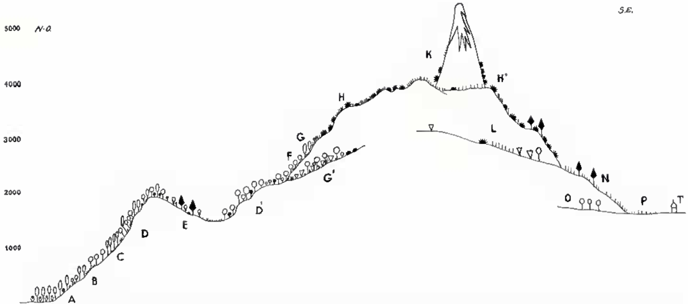


Fig. 6. — Coupe Nord-ouest /sud-est du massif de l'Elbourz approximativement entre Tchalous et Seman. A : zone à *Quercus castanaefolia* dominant, avec sous-bois à *Buxus sempervirens*. — B : forêt mixte à *Quercus* et *Pterocarya*. — C : forêt caducifoliée à Charme, *Parrotia*, *Zelkova* et *Albizzia*. — D : Hêtraie — Aceraie à *Alnus subcordata*, *Ulmus montana*, sous-bois riche en Filicinées et Herbacées div. — E : forêt sempervirente de pentes sèches à *Cupressus*, avec îlots de xérophytes et d'arbustes sclérophylles. — D : Hêtraie à *Acer insigne*, avec *Pterocarya* et *Albizzia*, avec petits arbres sclérophylles en sous-bois. — F : forêt d'Erables et de Rosacées. — G : îlots forestiers restreints à *Quercus macranthera* (limites supérieures des nébulosités estivales). — G' : ravins forestés, à grandes herbacées. — H : groupements subalpins à graminées et xérophytes. — K : groupements alpins avec disparition progressive des chaméphytes épineux. — H' : groupements subalpins à dominance de xérophytes épineux. — L : groupements altimontains à xérophytes, avec pelouses d'*Agropyrum*, *Papaver*, etc. ; groupements de vallées à *Salix* et grandes herbacées. — N : îlots restreints de *Cupressus* et de *Juniperus*. — O : vallées à *Olea*, *Diospyros Fraxinus*, *Populus*., etc. — P : steppes désertiques du plateau iranien (1958).

influence caspienne au sud-est et influences sub-désertiques au sud-sud ouest. Toutes s'ajoutent à l'altitude qui, au Caucase, est déterminante.

Il est bien évident que dans de telles conditions, il devient néanmoins de plus en plus difficile d'appliquer, sans la discuter, une terminologie équivalente à celle utilisable pour les Alpes ou les Pyrénées; il est naturellement possible de parler d'étage méditerranéen, au-dessus duquel on peut distinguer un étage montagnard, un étage montagnard supérieur *(montane* et *high montane stages, temperate warm* et *temperate cold stages,* respectivement*)* auxquels succède l'horizon alpin. Ces distinctions pourront cependant paraître insuffisantes, spécialement lorsqu'il s'agit de comparer les étages à essences caducifoliées entre Ciscaucasie et Transcaucasie.

Même si l'on peut admettre son existence, l'étage méditerranéen (collinéen) n'est pas très caractérisé au Caucase, où les éléments du maquis sclérophylle paraissent assez dispersés *(Juniperus oxycedrus, Erica arborea, Cistus salviifolius).* La plupart du temps, dans la partie nord occidentale et versant maritime (Mer Noire), il débute par une forêt mixte de feuillus à *Fagus orientalis, Castanea sativa, Carpinus orientalis* Mill., *Quercus Hartwissiana* Stev.; par le mélange du Hêtre et du Chêne probablement vicariant d'une espèce plus occidentale, une telle formation n'est pas sans rappeler la Chênaie pubescente à Hêtre et Buis des moyennes montagnes périméditerranéennes occidentales, où l'on caractérise un étage méditerranéo-montagnard. A partir de 700-800 m (parfois beaucoup plus bas) et jusque vers 1 500 mètres, se développe la Hêtraie, plus ou moins contiguë à une formation qui est en continuité avec celles des Alpes pontiques orientales, la forêt sempervirente, souvent dense, à *Abies Nordmanniana* et *Picea orientalis* Carr. A partir de 1 800-1 900 mètres, le sol est généralement occupé par les pelouses altimontanes ou alpines d'une très grande richesse, de même que les groupements de chasmophytes (très nombreux endémiques : *Draba, Campanula, Gentiana,* etc.). Les groupements à xérophytes peuvent s'installer en stations sèches de moyenne montagne. En versant nord, l'étage du Hêtre laisse place en basse altitude à la Chênaie-Charmaie *(Quercus Robur, Q. petraea, Carpinus Betulus)* ou même à des forêts ouvertes où voisinent des peuplements de Chêne pédonculé et des pelouses mésophiles ou xérophiles dès que les influences steppiques se font sentir. Dans les hautes vallées à climat relativement sec s'installe une forêt de conifères à dominance de Pins d'espèces diverses, forêt que l'on peut considérer comme homologue des Pineraies à Pin noir d'Europe centrale et méridionale.

Ces structures relativement simples dans la succession des étages de végétation se compliquent singulièrement au versant méridional dès que l'on franchit vers l'est le seuil de Surami-Kareli, qui marque la limite orientale des forêts à *Abies-Picea,* mais non celle de la Hêtraie. Cette Hêtraie se prolonge presque jusqu'à Bakou sous forme d'une faible bande, comprise entre des Chênaies à *Quercus iberica* Stev. et les pelouses subalpines et alpines. Mais, sur les basses montagnes annexes de la chaîne axiale, en Arménie et au Daghestan, apparaissent de nouveau des groupements thermo-xérophiles à Genévriers arborescents (probablement affines les uns

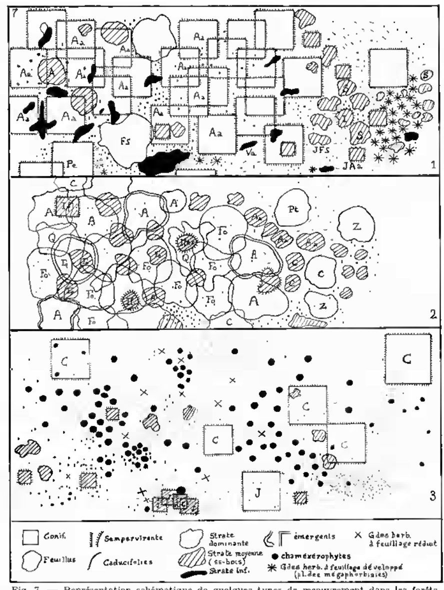


Fig. 7. — Représentation schématique de quelques types de recouvrement dans les forêts montagnardes.

1, Hêtraie-Sapinière froide à *Epicea* (Vosges, Exc. Museum, 1963). — Pe : *Picea excelsa;* Aa : *Abies alba;* JAa : jeunes; Fs : *Fagus silvatica;* J Fs : jeunes; A : *Acer;* Va : *Vaccinium;* I : *Ilex;* S : *Salix.* — La strate inférieure ne peut être considérée comme un tapis herbacé, les Sphaignes ou les Lycopodes pouvant se trouver mêlés de sous-arbrisseaux ligneux, parfois sempervirents.

2, Forêt caducifoliée mixte de brouillards (versant nord de l'Elbourz, 900 m; 1958). — A : *Acer insigne;* Fo : *Fagus orientalis;* If : *Taxus baccata;* Pt : *Pterocarya;* Z : *Zelkova;* C : *Carpinus;* Az : *Albizzia;* Q : *Quercus.*

3, Forêt sempervirente ouverte (Bulgar Dagh, Taurus 2200 m, 1958). — C : *Cedrus Libani;* J : *Juniperus drupacea.* — Grandes herbacées : *Michauxia, Salvia, Astragalus.* Chaméxérophytes : *Astragalus, Acantholimum.*

du *J. communis*, par ex. le *J. oblongua* M. Bieb., mais surtout affines du *J. excelsa* Bieb. — celui-ci n'existant que dans une partie de la Crimée, — les autres des *J. foetidissima* Willd. et *J. polycarpos* C. Koch = *J. macropoda* Boiss.). Les Genévriers semblent donc présents de façon assez typique dans deux étages du Caucase : l'étage subalpin supérieur avec les *Juniperus depressa* Stev., *J. sibirica* Burgsd., *J. sabina* L., et les étages montagnards semi-désertiques. Ces derniers sont d'ailleurs, comme en Anatolie méridionale, en contact avec des steppes subdésertiques (Armoises, *Agropyrum*), avec des pelouses thermo-xérophiles dites « *semi-savannas* » à *Andropogon Ischaemum* L., et quelquefois avec un équivalent tempéré des fourrés à épineux (formation à *Paliurus*, *Cratægus*, *Berberis*, *Punica*, que l'on ne rencontre d'ailleurs pas qu'en U.R.S.S. méridionale, mais aussi ça et là dans le sud de l'Europe en stations écologiquement très sèches.) Il est intéressant aussi de noter que des lambeaux de Chênaie sessiliflore et de Chênaie pubescente constituent, dans la partie Caspienne du Caucase du Daghestan, des formations d'altitudes moyennes, qui s'intercalent plus ou moins dans une steppe montagnarde à *Festuca* et *Stipa*; il s'agit vraisemblablement ici encore d'un homologue de l'étage montagnard — méditerranéen des Causses ou du Verdon en France.

On pourra s'avérer surpris de n'avoir pas vu encore citées certaines des essences qui font la célébrité du Caucase; celles-ci ne forment pas un pourcentage suffisant dans la végétation proprement caucasienne pour qu'on puisse leur attribuer une signification sur le plan des étages de végétation. Ces espèces, telles *Pterocarya fraxinifolia* Lam. (= *P. caucasica* C. A. Mey.), *Parrotia persica* C. A. Mey., par exemple, n'acquièrent véritablement d'ampleur dans les peuplements végétaux que sur le versant caspien (soviétique) du Kuhhaye-Tavalesh ou massif du Talysch, sorte d'éperon isolé au NE de l'extrémité occidentale de l'Elbourz, et qui n'atteint pas 2 500 mètres.

I. — L'ELBOURZ (OU ALBORZ).

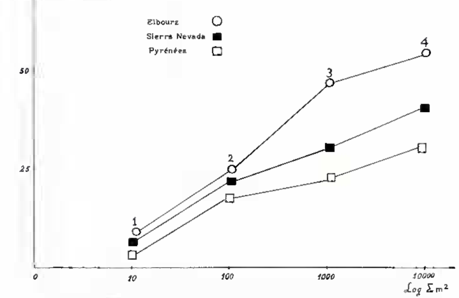
Beaucoup plus petite que toutes les autres chaînes montagneuses de l'Asie occidentale, la barrière élevée qui se dresse au sud de la Caspienne ne mesure sur sa ligne de crête très arquée que 750 kilomètres environ et ne dépasse pas 200 kilomètres dans la plus grande largeur du croissant.

Il existe une dissymétrie marquée entre le versant nord (caspien) et le versant sud, ce dernier se terminant en plateau désertique à une altitude moyenne de 1 200-1 500 m. alors que le dénivelé est de 5 600 mètres environ du sommet du Demavend à Amol, sur une distance de 60 kilomètres. Mais l'Elbourz doit surtout à l'extraordinaire contraste climatique de ses versants son originalité exceptionnelle dans le vieux monde tempéré; des phénomènes relativement semblables paraissent se retrouver ailleurs dans le monde, d'une façon peut-être moins accentuée en raison de l'orientation « verticale » des montagnes (Amérique pacifique, Australie). Des études récentes (62, 20) ont montré combien était important ce facteur climatique : on peut ajouter que le rapport Pluviosité estivale,

moyenne des Températures maxima d'été passe de 6 à 8 au versant caspien aux environs de 1 à Téhéran. Cependant, en ce qui concerne les étages de végétation, deux autres caractères doivent être notés, toujours à propos de la période estivale; tout d'abord, les vents désertiques soufflant du plateau iranien paraissent agir à la manière du foehn, franchissant aisément les crêtes moyennes aux alentours de 3 500-3 700 mètres et s'engouffrant fréquemment aussi dans les vallées; ensuite, et ceci est important, la « mer de nuages » dont la limite supérieure coïncide avec celle d'action des vents du sud, se tient surtout entre 800 et 1 700 mètres, avec une amplitude jusqu'aux environs de 2 000 mètres. Cette zone de brouillards en altitude non seulement tamise la lumière qui parvient sur les pentes inférieures, mais se condense la nuit, surtout dans les régions supérieures où la température est froide (6° C à 2 600 mètres, fin juillet 1958). La limite supérieure de la « mer de nuages » paraît correspondre à peu près à la limite supérieure des forêts ou des prairies subalpines.

Une coupe nord-sud, par exemple à la verticale de Téhéran ou à celle de Babol, permet de suivre approximativement l'étagement suivant :

Forêts décidues planitiaires, d'un type comparable à celles du Caucase méridional, mais d'une plus grande richesse floristique; *Quercus castanaefolia* C. A. Mey. et *Alnus subcordata* C. A. Mey. paraissant remplacer, au Manzandéran, les *Q. longipes* Stev. et *Alnus barbata* Mey. du Caucase. A ces essences s'ajoutent (selon les stations), *Acer insigne* Boiss. et Bhuse, des Saules, un Peuplier, mais surtout *Pterocarya fraxinifolia* Lam. et *Parrotia persica* C. A. Mey. Ce qui est surtout remarquable, plusieurs auteurs le soulignèrent (62, 20), c'est que la Chênaie à *Q. castanaefolia*, qui se cantonne entre 0 et 400-500 mètres, sauf à l'ouest où elle paraît plus étendue en altitude, comprend un sous-bois arbustif dense formé par le *Buxus sempervirens* L., avec Charme, Frêne et Orme; de nombreux arbustes et des lianes y prennent place. Le fait assez curieux relatif à la dégradation de la Chênaie planitiaire est que le remplacement après défriche se fasse par des espèces spinescentes (*Punica*, *Paliurus*, etc.) sauf dans les zones humides ou en altitude, où les Albizzias (*Albizzia julibrissin* Duraz.) et souvent aussi *Gleditsia caspica* Desf., deviennent envahissants. Ce que l'on peut appeler la « forêt dense tempérée » se manifeste jusque vers 1 200 mètres d'altitude avec des compositions floristiques très variables selon les localités : *Quercus castanaefolia*, *Fagus orientalis*, *Zelkova crenata* Spach, *Alnus subcordata*, *Acer* div. sp., *Parrotia*, *Juglans regia* L., *Tilia* div. sp., *Pterocarya*, le Houx, de nombreuses Rosacées dont certaines caractérisent les peuplements en altitude, entre 1 500 et 2 000 mètres (*Malus*, *Sorbus*, *Crataegus*). A sa limite supérieure, et ceci est aussi une exception, la forêt est une Chênaie assez xérophile (*Quercus macranthera* Fish. et Mey.) à laquelle succèdent directement les formations subalpines ou alpines (pelouses sèches à *Agropyrum*, *Papaver*, garrigue à xérophytes épineux, *Onobrychis*, *Acantholimum*, *Astragalus*, etc.). Seuls les pierriers, les bases des névés ou des glaciers abritent une flore d'affinité « alpienne », avec d'ailleurs des endémismes au niveau sous-générique (*Dionysia*, par ex.).



8	" Acantholimonetalia" " Erinacetalia" Garrigue altimontane		(Rhodoraie) lande montagnarde
	Elbourz	Sierra Nevada	Pyrénées
1	30	20	30
2	30	30	30
3	8	10	30
4	5	2	30

Fig. — 8. — Représentation très simplifiée, comparée pour trois massifs, de la richesse floristique de groupements altitudinaux à Chaméphytes ou Nanophanérophytes. Dans le carton, indication pour chaque localité du nombre de relevés à partir desquels fut construit le graphique. On notera que cette comparaison est faite à l'échelle de la formation et non des phytocénoses inférieures. En conséquence, en ce qui concerne les relevés n° 4 des Pyrénées, la moyenne a été calculée à partir du nombre d'espèces ayant figuré dans au moins 15 relevés. A titre d'information, le maximum d'espèces qu'il nous ait été donné d'observer dans un relevé de 100 × 100 m, au sein de Rhodoraies, dans les Pyrénées, fut de 130 (Rhodoraies sur éboulis mixtes), le minimum 7 (Rhodoraies sur roches siliceuses dallées).

Par l'absence des genres *Abies*, *Picea* et *Pinus*, la végétation de l'Elbourz diffère de celle de tous les autres massifs occidentaux. Cela ne signifie pas qu'il y ait absence totale des Conifères ; outre des Ifs *(Taxus)*, il existe en effet, en stations sèches au versant nord, et en stations relictuelles vers 2 000-3 000 mètres au versant sud, des peuplements soit de Cyprès (*Cupressus sempervirens* L.) soit de Genévriers (*Juniperus* cf. *macropoda*). La présence de forêts de feuillus avec en sous-bois des éléments sclérophylles (Houx, Buis, *Prunus Laurocerasus*) avec tapis herbacé riche en Fougères et enchevêtré, n'est pas sans rappeler les Chênaies ou les Chênaies-Hêtraies du domaine atlantique européen (Buis, *Prunus lusitanica*). Enfin, la proximité relative de formations à *Juglans* et de bois de Rosacées et d'Erables évoque déjà la végétation du Tienshan occidental.

Nous avons déjà signalé la valeur de limite dans la succession des étages de végétation qu'il convenait d'attribuer à l'Euphrate, aux confins de la Turquie et de la Syrie. Il faut la rappeler ici, en notant que grossièrement la Hêtraie à *Fagus orientalis* et les flores caucaso-iraniennes montagnardes y trouvent leur frontière méridionale-occidentale alors que les Cédraies à *Cedrus Libani* y trouvent leur frontière nord-orientale.

L'extension altitudinale des groupements d'où sont exclus les éléments phanérophytiques est considérable à l'est de l'Euphrate et jusqu'à l'Elbourz si l'on songe que par exemple à l'Ararat l'extinction des peuplements arborescents se fait à 2 500 mètres environ alors que les neiges ne commencent que vers 4 500 mètres. On doit souligner que les influences humaines (la transhumance) ne sont peut-être pas étrangères à cet état de fait.

III. LE BLOC HIMALAYEN ET SES DÉPENDANCES

L'énorme montagne qui, du Baluchistan à l'Assam, dresse sur plus de 3 500 kilomètres ses crêtes et ses cols à des altitudes de plus de 3 000 mètres, plonge à ses deux extrémités dans les zones subtropicales, et demeure jointive aux plateaux élevés de l'Asie centrale dans toute sa partie moyenne.

Il n'existe pas de coupures topographiques marquantes, mais il est néanmoins utile d'introduire quelques divisions de façon à simplifier les comparaisons.

J. L'AFGHANISTAN

Les montagnes qui occupent presque entièrement ce pays sont des dépendances de l'Hindoukouch au nord (env. 5 000 m d'alt.). La plus grande partie du territoire est désertique, soit en raison de l'aridité du climat, soit consécutivement aux déprédations humaines. Dans les zones périphériques aux systèmes orogénisés, les formations arborées sont extrêmement rares, et la végétation a été définie comme de « type subtropical »

entre 400 et 1 200 mètres (45) ; *Artemisia maritima* L. est l'une des caractéristiques sur les pentes montagneuses. Les auteurs ont distingué, entre 1 200- et 2 400 mètres une « zone tempérée chaude » *(warm temperate = montane type)* puis, entre 2 400 et 3 600 mètres une « zone tempérée froide » *(cold temperate = high montane type)*. La présence de petits arbustes souvent en couronne hémisphérique (*Pistacia vera* L.) paraît bien définir cette zone, tandis que des groupements à Férules (*Ferula* div. sp.) s'installent en zone tempérée froide. On a décrit aussi des « prairies » montagnardes à *Perovskia atriplicifolia* Benth., *Nepeta juncea* Benth. *Salvia bucharica* Popov., *Poterium*, etc.

Les auteurs ont d'ailleurs assimilé aussi aux formations subtropicales la steppe discontinue à *Peganum* et *Diarthron*, réservant l'appellation de zone tempérée chaude aux aires couvertes par les *Aegylops*, *Cousinia*, *Eremurus*, *Convolvulus*.

Des types de végétation assez différents occupent les montagnes de l'extrême nord-est de l'Afghanistan, dans le Nuristan. La « zone subtropicale » (*sub-montane*, 800-1 000 m) comporte des formations à arbrisseaux nains, tels *Dodonaea viscosa* Jacq., *Daphne mucronata* Royle, *Nerium indicum*, *Cannabis sativa*, etc., avec toujours *Artemisia maritima* sur les versants. La « zone » montagnarde » (1000-2 000 m) inclut une formation sclérophylle comprenant *Quercus Baloot* (vicariant physionomique de *Q. Ilex*), avec *Olea cuspidata* Wall., *Pistacia kinjuk* Stoks., *Zizyphus Jujuba* Lam., *Ficus palmata* Forsk., *Punica granatum* L. Aux altitudes plus élevées, 2 000-3 000 mètres, les premiers éléments proprement himalayens apparaissent : *Cedrus Deodara* Loud., *Rosa Webbiana* Wall., *Acer pubescens* Franch., avec *Spiraea* gr. *tomentosa* L., *Jasminum revolutum* Sims., *Juglans regia* L. La forêt mixte à Conifères et feuillus prend une place prépondérante, avec des variations ; ainsi, il existe une « *Cedar-Pine forest* » à *Cedrus Deodara* et *Pinus Wallichiana* Jack., puis à *Pinus Smithiana*. Vers 2 000 mètres, le Cèdre laisse place au *Pinus Gerardiana* Wall. ex Lamb. avec *Juglans regia* et *Sorbus lanata* Schau. La limite des arbres paraît se situer entre 2 700 et 3 300 mètres, avec comme derniers phanérophytes en altitude : *Pinus Gerardiana* et *Betula Jacquemontiana* Spach.

L'étage alpin ne débute qu'au dessus de 3 000 mètres par des formations buissonnantes basses à Genévriers *(Juniperus communis* var. *saxatilis)*, *Lonicera Semenovii* Regel, *Prunus Jacquemontii* Hook. f., avec quelques bouquets de *Salix*. Il est assez curieux de constater que, alors qu'on rencontre en zone tempérée froide des groupements à *Thymus* gr. *serpyllum*, d'autres à *Morina persica* L., d'autres à *Spiraea*, on note, en haut de l'étage alpin, des formations à *Ephedra major* Host. var. *procera* (*E.* gr. *nebrodensis* Tin.). Les « garrigues » altimontanes à xérophytes épineux se développent autour de 3 000 mètres, avec des Astragales, *Eremostachys*, des *Ferula*, *Rheum thibeticum* Maxim. Le dernier élément ligneux semble être *Juniperus seravschanica* Kom. Un riche étage alpin supérieur comporte de nombreuses espèces des genres *Potentilla*, *Primula*, *Ranunculus*, *Anaphalis*, etc.

K. L'ASIE CENTRALE

Dans ces régions, on peut considérer la forêt comme limitée aux crêtes montagneuses, si bien que son aire est faible, mais par contre sa richesse floristique est très grande. Une forêt décidue à Peupliers, Frênes, *Acer Semenovii* Regel, *Malus Sieversii* Roem., existe au-dessous de la forêt sempervirente à *Picea Schrenkiana* Fish. et Mey. et *Abies Semenovii* Fedtsch., ceci dans le Tienshan septentrional et central, respectivement entre 1 000 et 1 500 mètres et entre 1 500 et 2 800 mètres. Ces zones ne paraissent pas former d'étages continus. Dans le Tienshan occidental, et aux limites du Pamir-Altaï, il semble que, entre 1 500 et 3 000 mètres, la forêt de Pins et de Sapins soit remplacée par une riche formation à Genévriers arborescents (plusieurs espèces endémiques), tandis qu'entre 2 000 et 1 000 mètres se développe une forêt décidue à *Juglans* et Rosacées *(Malus, Prunus, Exochorda)* comprenant beaucoup d'essences à fruits charnus plus ou moins volumineux, ou encore une forêt décidue de type Erablière, avec *Acer turkestanicum* Pax, *A. Regelii* Pax, *A. pubescens*, *Fraxinus raibocarpa* Regel. Les bases des montagnes (600-1 500 m), spécialement au Kopet-Dag, sont occupées par les formations à *Pistacia vera*, avec *Diospyros*, *Punica*, etc.

A propos de l'Asie centrale, il faut aussi signaler que les contacts du Nuristan avec l'Himalaya occidental se font par l'intermédiaire d'un massif dont les altitudes sont comprises entre 3 500 et 6 500 mètres, le Pamir. Il semble qu'aux formations à Rosacées *(Crataegus, Exochorda, Rosa, Malus)*, derniers groupements arborés, succèdent divers types de pelouses et de steppes, avec steppes xérophiles à Armoises, prés à herbacées épineuses *(Cousinia)*, déserts altimontains à Composées et Chénopodiacées, groupements à xérophytes spinescents en coussinets *(Acantholimum, Oxytropis, « high mountain polster vegetation »)*. Le versant oriental, thibétain, comporte des steppes à buissons nains (*Stipa* dominants), quelques hautes vallées du versant sud-occidental abritent les « semi-savanes », groupements considérés comme des « *subtropic highgrass steppes* », comprenant de hautes plantes herbacées couvrant le sol d'une façon assez dense, avec des buissons d'espèces xérophiles. De telles formations *(Inula, Prangos, Ferula)* existent aussi en Iran et en Arménie orientale, mais le terme de savane est discutable, car le pourcentage d'espèces graminoïdes n'est pas très élevé. La plupart de ces formations peuvent se trouver en contact directement avec les steppes à Lichens ou même les glaciers (46).

L. LES HAUTS MASSIFS ORIENTAUX

Ils sont séparés de l'Himalaya par le défilé du Brahmapoutre et constituent le Sechuan et le Sikiang. Leur végétation a fait l'objet d'une étude approfondie (13), d'où l'on peut tirer des enseignements très intéressants en regard des problèmes examinés ici.

Les formations non tropicales s'étagent en effet entre 2 500 et

5 600 mètres, avec une limite pour les plantes ligneuses phanérophytiques (petits arbres et arbustes) voisine de 5 000 mètres, une limite des arbres situées vers 4 200 mètres, parfois 4 500 mètres.

Les complexes créant les formations forestières peuvent être approximativement répartis en quatre grands groupes altitudinaux qui ne recouvrent pas strictement les étages :

— forêt mixte caducifoliée (essences à feuilles larges); — *(Populus* div. sp., *Acer*, *Juglans*, *Carpinus Fargesii* Franch., *Ostrya japonica* Sarg.);
— forêt mixte à feuillus et Conifères *(Populus*, *Tsuga chinensis* Pritzel, *Abies Ernestii* Rehd., *Taxus chinensis* Rehd.), jusqu'à 3 000 mètres;
— forêt mixte à Pins et Bouleaux *(Pinus Armandii* Franch., *P. tabulaeformis* Carr., *Betula albo-chinensis* Berk., avec *Populus cathayana* Rehd. et *Acer laxiflora* Pax surtout en régions basses (3 000-3 200 mètres);
— forêt sempervirente très riche en espèces *(Abies* sp. pl., *Picea* sp. pl., *Pinus*, *Tsuga)*, jusqu'à 3 600-3 800 mètres, se transformant en forêt à *Abies* et *Larix*, puis en Melezein pur *(Larix Polaninii* Bat., 3 800-4 200 mètres*)*.
— lande subalpine haute à *Quercus* et *Rhododendron*, avec *Juniperus squamata*. atteignant 5 000 mètres d'altitude.
— pelouses et gazons alpins, paraissant présenter un endémisme assez marqué, même au niveau générique, (Composées, Crucifères, Gentianacées, etc.), jusqu'à 5 600 mètres.

On peut admettre que le début des landes représente la limite inférieure de l'étage sub-alpin, en considérant l'existence d'un étage haut-montagnard *(high-montane)* froid (zone des forêts de Conifères), un étage montagnard tempéré, un étage montagnard tempéré-chaud en-dessous de 3 000 mètres.

M. L'HIMALAYA

Il est bon de rappeler d'abord que le massif dit de l'Himalaya n'est pas une simple chaîne de 3 000 kilomètres de long, inclinée NW-SE, avec une inclinaison vers le NE dans les 800 kilomètres les plus orientaux. Elle comprend deux séries d'alignements, connus sous les noms de Grand Himalaya et Siwalik, le 2e doublant le premier dans sa partie méridionale sur plus de 1 800 kilomètres. La chaîne centrale s'élargit au NW (massif du Kashmir) et se termine à l'est en un complexe (Chamdo). Les dénivellations sont de 6 000 à 8 000 mètres au versant sud qui, sauf dans la région de Delhi, se termine sur des plaines très basses, et de seulement 2 000 à 4 000 mètres au versant nord qui se prolonge indéfiniment pendant 2 000 kilomètres dans les montagnes et les plateaux thibétains. Le Kangchenjunga (8 600 m) et l'Everest (8 848 m) se trouvent respectivement à 475 et 525 kilomètres du tropique du Cancer, et à moins de 800 kilomètres des rives du golfe du Bengale. Par comparaison, le Kuh-e-Hazaran (4 421 m) et le sud du Zagros (Iran) sont à 800 kilomètres du Tropique,

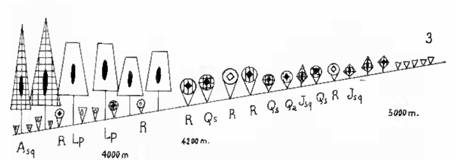


Fig. 9. — Représentation symbolique des peuplements ligneux d'altitude.

1, Ouest de l'Himalaya. Cd : *Cedrus Deodara*; A : *Abies* div. sp.; Qd : *Quercus dilatata;* Qs : *Quercus semecarpifolia*; P : *Picea;* R : *Rhododendron sp. pl.*, dont *R. arboreum;* B : *Betula;* Sx : *Salix.*

2, Est de l'Himalaya. P sp : *Picea spinulosa;* Ts b : *Tsuga Brunoniana;* Lg : *Larix Griffithii;* B : Bambusées; A w : *Abies Webbiana;* Q : *Quercus;* R : *Rhododendron;* J : *Juniperus sp. pl.*

3, Haut-Yunan, d'après Cheng. A sq : *Abies squamata;* R : *Rhododendron;* Lp :*Larix Potanini;* Qs : *Quercus semecarpifolia;* Qa : *Quercus aquifolia;* J sq : *Juniperus squamata.*

l'Elbourz à près de 1 500 kilomètres, le Djebel Toubkal (4 165 m, Atlas) à plus de 800 kilomètres. L'orientation approximativement NW-SE de l'Himalaya met en valeur, surtout dans la partie centrale, l'influence des conditions altitudinales pour un type d'influences climatiques particulier, la mousson; si l'on note de plus que le nord-ouest de la chaîne atteint une zone de climats tempérés (peut-être du type méditerranéen), que le sud est en contact avec le sous-continent indo-pakistanais (dekkanien) situé en zone tropicale, que l'est appartient au sud-est asiatique, on comprendra quelle peut être la richesse de la flore et la diversité des formations végétales dans l'ensemble des Himalayas et quel rôle a pu jouer ce massif dans l'histoire des peuplements végétaux.

Si l'est-himalayen comporte une flore riche en espèces des familles tropicales Lauracées, Ternstroemiacées, Magnoliacées, etc., par contre les hautes altitudes recèlent des espèces qui semblent appartenir aux types arcto-tertiaires de la flore du vieux monde.

Dans l'ouest-himalayen, là où les effets du climat de mousson sont encore sensibles, dans les altitudes inférieures (900-1 200 ou 1 500 m), s'installe une forêt de faible hauteur, dite « *sub-montane forest* », que l'on peut assimiler à un « étage collinéen supérieur » ou à un « étage montagnard sec inférieur » (série décidue sèche de P. Legris, 48) caractérisé par des espèces absentes de la flore tempérée : *Shorea robusta* Gaertn. (Diptéroc.), *Anogeissus latifolia* Wall. (Combret.), *Syzygium Cumini* (L.) Skeels (Myrtacées), et des espèces des genres *Bauhinia*, *Sterculia*, *Terminalia*, etc. Au-dessus, et généralement entre 900-1 800 mètres (600-2 200 m dans certaines vallées internes), apparaît la forêt pure sempervirente sèche à *Pinus Roxburghii* Sarg. (« étage des pins subtropicaux, série sèche à *P.* r. » de Legris). Le parallèle avec les forêts claires à *Pinus Merkusii* Jungh et *P. khasya* Royle doit être fait, mais l'analogie, sur le plan des étages de végétation, n'est pas certaine. Dans l'étage des Pins subtropicaux, en Himalaya occidental, il existe aussi un enrichissement en feuillus, spécialement en stations moins sèches avec *Rhododendron arboreum* Sm. et *Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude (Ericacées), avec *Quercus incana* Roxb. La forêt qui, au-dessus de la précédente, prend une grande extension, est mixte, avec *Cedrus Deodara* Loud. et *Quercus incana* (1 800-2 400 m en exposition sud, 2 000-3 000 m en exposition nord), auxquels s'ajoutent : des formations à *Quercus dilatata* Lindl., *Abies*, *Picea* et Cèdre (2 100-2 400 m), *Quercus semecarpifolia* Sm. et *Abies* (2 400-3 000 m). Le Sapin ne survit en altitude qu'en des stations particulièrement protégées, tandis que le chêne peut devenir exclusif aux contacts des étages subalpin et alpin.

Il semble que les marges du bassin du Kashmir soient sous l'influence d'un climat de type méditerranéen, et les forêts à *Abies-Picea-Cedrus* et *Pinus Wallichiana* A. B. Jack. se localisent vers 2 000-3 000 mètres, correspondant au niveau alpin dans l'extrême ouest, restreintes aux vallées dans l'Est. Entre 3 500 et 4 500 mètres, les montagnes sont occupées par une forêt assez continue à *Betula Jacquemontiana* Spach, *Abies Webbiana* Lindl., *Juniperus Wallichiana* Hook., *J. recurva* Ham.

La zone des Bouleaux et des Rhododendrons s'étend entre 3 600 et

3 800 m sous forme de groupements nanophanérophytiques qui font transition avec les formations alpines celles-ci atteignant généralement 4 200 m, piquetées de buissons rabougris de Genévriers, Rhododendrons, et *Salix*. Les steppes thibétaines, absolument sans arbres, occupent les horizons supérieurs mais pénètrent assez profondément vers le sud par l'intermédiaire des vallées internes.

Dans l'Himalaya occidental, les forêts à Chênes et Conifères semblent correspondre à un « étage montagnard humide », dans lequel les forêts à dominance de Cèdres représenteraient la « série humide » (Legris). L'étage alpin y comprendrait encore l'*Artemisia maritima* L., des *Agropyrum*, ceci en dehors de l'habituel lot de genres altimontains boréaux. Une telle composition floristique peut surprendre, mais il est probable que les indications de la littérature correspondent à des synthèses qui masquent la réelle complexité des horizons supérieurs dans cette région où se fait l'interpénétration des formations herbacées arctico-alpines, avec les formations plus ou moins chaméphytiques ou nanophanérophytiques à épineux, ou à Rhododendrons. La limite se situe peut-être au niveau du Nanga-Parbat, mais peut-être aussi plus au nord-est.

Sans aucun doute, les structures et l'étagement de la végétation sont beaucoup plus complexes dans l'est-himalayen que dans la partie occidentale, avec une richesse nettement plus élevée en éléments ligneux, arbustes ou arbres. La distinction de quatre ou cinq étages ne rend sans doute pas compte exactement des problèmes qui peuvent se poser dans une des seules région du monde (avec le Mexique et la Nouvelle-Guinée) où l'on puisse sans discontinuer passer des formations tropicales (parfois subéquatoriales) aux formations alpines de type boréo-arctique.

Les régions basses, jusque vers 1 000 m, comportent aussi une forêt à *Shorea robusta* qui n'aurait pas la même valeur que dans l'ouest de la chaîne, puisqu'homologuée ici à une « série humide décidue » (Legris). Parmi les genres les plus significatifs de végétaux ligneux, citons : *Terminalia*, *Dillenia*, *Toona*, *Lagerstroemia*, *Dalbergia*, *Embelica* (qui s'étendent assez largement vers l'ouest) et *Schima*, *Tetrameles*, *Talauma*, *Duabanga*, *Garcinia*, *Actinodaphne*, *Gynocardia* dont les espèces sont communes à l'Himalaya oriental et à la Péninsule. Absente à l'ouest, et ne se développant que sous forme d'une bande assez étroite, la forêt à *Castanopsis (C. indica* A. et C., et *C. tribuloides* A. DC.*)* a une individualité bien marquée, grâce à une composition floristique et une localisation particulières. Elle peut définir un « étage subtropical » caractérisé par les Lauracées : *Phoebe attenuata* Nees, *P. lanceolata* Nees, *Machilus* div. sp., et des essences telles que *Schima Wallichii* Chois. (Théac.) et *Meliosma simplicifolia* Walp. (Sabiac.).

La zone de la « forêt mixte sempervirente » *(tropical evergreen upper montane zone* de Schweinfurth, 66; étage montagnard de Legris) est caractérisée par sa richesse en épiphytes (Orchidées et Ptéridophytes) et sa composition floristique à base de Chênes *(Quercus pachyphylla* Kunz., *Q. lamellosa* Sm., *Q. lineata* Bl., *Q. fenestrata* Roxb., *Q. acutissima*

Carr., presque tous anciennement classés dans le genre *Pasania* Oerst., ce qui les différencie assez nettement des Chênes « équivalents » des forêts subtropicales mexicaines), de *Magnolia (M. rostrata* W. W. Sm., *M. Cambellii* Hook. f. et T., etc.) et de *Michelia* (au moins 5 espèces), avec des *Machilus* et surtout des *Acer* (7 à 10 espèces), de nombreux *Rhododendrons* arborescents, des Lauracées, des *Symplocos* (Styracales). Cette forêt qui atteint 2 000 m peut être immédiatement suivie en altitude par une formation sempervirente coniférienne à *Abies densa* Griff., *A. Delavayi* Franch., *Tsuga dumosa* (D. Don) Eichl., et *Picea complanata* Masters.

Dans les vallées intérieures de l'Assam, il y a une ceinture de forêts mixtes décidues et de forêts conifériennes (dite « *trans-montane formation* », Bor, 10) qui dans les stations les plus élevées passe à une forêt mixte coniférienne (« *eastern mixed conifer forest* » de Champion, 12) avec *Abies densa*, *Tsuga dumosa* et *Larix Griffithii* Hook. f. et T.

Il y a une continuité remarquable, par contre, entre le subalpin de l'ouest et le subalpin supérieur de l'est-himalayen, puisque se retrouvent des compositions floristiques similaires avec les boqueteaux bas de Bouleaux et les buissons de Genévriers alpins, de Rhododendrons, de *Rosa*, de *Lonicera*, de *Salix*. Des analyses détaillées de ces formations seront faites par ailleurs, comparativement entre les deux extrémités de la chaîne des Himalayas.

L'altitude maximum où des plantes à fleurs semblent avoir été mentionnées est 6 667 m (20 000 ft.), dans la région du Mont Everest, où l'on signale les genres *Leontopodium* et *Arenaria*. Il n'y a pas de collecte supérieurement à cette altitude, bien que des indications aient été données à 24 000 pieds (7 960 m). La vieille littérature donnait d'ailleurs le chiffre de 19 000 pieds (6 038 m), discuté par Hemsley (39) qui le considérait comme erroné. Pour Rau (58 *bis*), 350 espèces dépasseraient 4 500 mètres, une Crucifère atteignant 6 400 mètres dans l'ouest-Himalayen. Polunin (55) cite non moins de 9 espèces qui au Népal atteignent 21 000 pieds (6 700 m). Il est donc certain de toutes manières que des plantes à fleurs existent nettement au dessus de 6 000 m (19 685 pieds). Pour les Alpes, qui culminent à 4 800 m seulement, les altitudes extrêmes atteintes par les Phanérogames ne semblent guère supérieures à 4 200 m. A l'Elbourz, la limite semble approcher 5 000 m, pour un pic de 5 600 m.

DISCUSSIONS

Des études comparatives sur les zones altitudinales de végétation dans les montagnes tropicales ont été faites à diverses reprises (Van Steenis, 74; Humbert, 42, 44; Hedberg, 38), soit pour la Malaisie, soit pour l'Afrique tropicale orientale, ceci dans le cadre du vieux Monde. Troll (70, 72) a réuni de nombreux documents et argumenté des discussions à propos de la Cordillière des Andes (Pérou et autres pays d'Amérique latine). Van Steenis et Hedberg tentent de limiter ce que l'on doit appeler

l'horizon alpin dans les régions tropicales, mais HEDBERG utilise néanmoins comme la plupart des botanistes le terme « alpin » pour désigner l'ensemble des végétations qui occupent les plus hautes altitudes, incluant le « nival » qui, théoriquement, n'existe qu'au-dessus de la « *snow-line* » (limite des neiges persistantes) dans des stations particulières; on peut légitimer cette opinion en argüant du fait que l'ensemble des conditions dans les montagnes tropicales (climats, éléments floristiques, etc.) est totalement différent de ce qui existe dans le cercle montagneux qui borde au sud la zone boréale à hiver rigoureux. TROLL a suggéré l'emploi de « *high montane belt* » pour des comparaisons à l'échelle mondiale, sur le plan climatique ou topographique, avec division en « *nival belt* » (au-dessus de la limite des neiges) et « *sub-nival belt* » (au-dessous de la limite des neiges, et correspondant à l'étage alpin des auteurs). Pour TROLL, l'horizon sub-nival correspondrait finalement, en zone boréale, à l'ensemble de la zone située entre la *snowline* et la limite supérieure des éléments ligneux (il conviendrait sans doute d'ajouter « phanérophytiques »), tandis que dans les zones tropicales, la *snow-line* reste la seule limite nette, alors qu'il est délicat de fixer une limite pour les éléments ligneux.

HEDBERG a souligné le danger qu'il y avait à prendre la limite des arbres comme base de classification des zones altitudinales dans l'est africain. De même que VAN STEENIS, il mentionne qu'il n'est pas très logique d'inclure la zone nivale (étage nival) dans le *high montane belt*, proposé par TROLL, parce que l'étage nival est pratiquement dépourvu de végétation, et qu'ainsi il n'est pas nécessaire de modifier l'acception du terme « alpin » pour parler des formations végétales installées entre la limite climatique synthétisée par la *snow-line* et la limite climatique qu'indique l'altitude maximum des arbres *(« timber line »)*. De plus VAN STEENIS a utilisé les critères floristico-sociologiques pour définir les zones altitudinales en Malaisie.

Pour une large comparaison, on peut, à propos de l'Himalaya, utiliser les expressions indépendantes des notions de latitude et de climat général (régions tropicale, sub-tropicale, ou tempérée). Depuis que l'on a découvert les effets du photopériodisme sur les végétaux, l'acception exacte de ces derniers termes paraît devoir être modifiée, et il semble maintenant bien établi d'ailleurs que, de toutes manières, les variations altitudinales sous les tropiques présentent — en dehors des homologies thermo-pluviométriques éventuelles — des différences assez sensibles avec celles des zones boréales ou australes.

La zone sous-montagnarde *(sub-montane zone)* correspond, dans l'Himalaya, à ce que les auteurs ont appelé les zones tropicales et sub-tropicales, et elle existe principalement dans les Siwalik et l'Himalaya externe. On pourrait en partie l'homologuer à l'étage collinéen des auteurs français, mais en réalité il n'y a pas une véritable analogie. Cette zone topographique dite sous-montagnarde inclut les forêts à *Pinus Roxburghii*, des forêts décidues, et, dans l'est-himalayen, des forêts feuillues toujours vertes et des forêts mixtes, également sempervirentes.

La zone forestière montagnarde correspond à la « zone tempérée » des auteurs, dans laquelle on distinguait une zone tempérée froide et une zone tempérée chaude. Elle est admise ici comme équivalente de la région tempérée chaude, avec, dans l'ouest, la forêt mixte à Chênes et Conifères *(Oak-conifer forests)* et dans l'est les forêts complexes macro-mésophylles *(broad-leaved species forests)*, avec Chênes, Érables, Magnolias, Lauriers, etc.

La zone des hautes montagnes *(high montane zone)* correspond à la zone tempérée froide, comprenant les horizons supérieurs des forêts conifériennes dans les chaînes internes de l'ouest et de l'est-himalayen. La définition de cette zone serait pour nous légèrement différente de celle donnée par Troll, puisqu'elle exclut les horizons subalpin, alpin et nival.

La zone subalpine constitue la transition entre les forêts altimontanes de Conifères et la zone alpine *sensu stricto ;* elle comprend les formations buissonnantes à Bouleaux, Genévriers rampants, petits Rhododendrons, petits Saules, etc. Cette conception se rapproche donc de celle généralement admise dans les études descriptives relatives aux Alpes. Il semble d'ailleurs que si l'on garde l'opinion générale, le concept de subalpin s'applique aux formations comportant encore des éléments ligneux nanophanérophytiques, alors que le concept d'alpin pourrait être réservé pour désigner la zone où les formations végétales ne comprennent plus de nanophanérophytes, mais seulement certains pourcentages de chaméphytes ligneux, tout au moins dans certaines stations.

La zone alpine serait donc selon nous celle où les gazons alpins et les formations xérophiles semi-désertiques altimontanes prennent leur maximum d'extension ; il s'agit de mosaïques de groupements luxuriants très riches en espèces aussi bien dans l'est que dans l'ouest-himalayen. En raison des conditions climatiques défavorables qui règnent durant la plus grande partie de l'année, les composantes de ces groupements ont des parties aériennes transitoires et souvent non ligneuses.

Le tableau résume succinctement les données précédentes pour l'ouest et l'est de l'Himalaya (p. 84).

Des études comparatives sur les types bio-climatiques qui existent dans les Himalayas et dans les chaînes alpines occidentales (37) ont montré que l'on devait diviser l'Himalaya en deux zones : la majeure partie soumise au climat de mousson typique, et une petite région à l'ouest de l'Indus, où le climat paraît de type méditerranéen. Par suite, dans l'ensemble de la chaîne, c'est l'effet de la mousson qui détermine la zonation de la végétation, au moins dans les zones d'altitude moyenne, de même que dans tout le sud-est asiatique où l'influence de la mousson est prépondérante. La plupart des diagrammes pluviométriques et les climatogrammes font ressortir ce fait (Champion, 12 ; Misra et Puri, 52 ; Legris, 48). Puri (56) a résumé ainsi ce phénomène : « *The rainfall patterns and its effects on soil development in the Himalayas give the impression that climate of wet and moist temperate forest is not humid and these may, therefore, be properly classed with the tropical types. The dry temperate*

Zones de végétation	Himalayas de l'Ouest		Himalayas de l'Est	
	Altitude	Types de peuplements	Altitude	Types de peuplements
Alpine	5 000 m		5 300 m	
Subalpine	3 800 à 5 000 m	Fruticée haute à : Bouleaux; Genèvriers: Rhododendrons: Sapins alpins	4 000 à 5 300 m	Rhodoraies à Genévriers
« Altimontain »	2 400 à 3 800 m	Forêt sempervirente à Conifères: *Abies* *Picea* *Pinus Gerardiana* *Cedrus Deodara*	3 000 a 4 000 m	Forêt à Conifères : *Abies* *Picea* *Larix* *Tsuga*
Montagnarde	1 800 à 2 400 m	Forêt mixte à Conifères et Chênes	1 800 à 3 000 m	Complexe mésomacrophylle à : Chênes, Châtaigniers, Erables *Magnolia*, *Laurus*, Aulne, Bouleau, *Bucklandia*
Sous-montagnarde	1 000 à 1 800 m	Forêts à *Pinus Roxburghii*	700 à 1 800 m	Forêt mixte souvent sempervirente; bambous
	300 à 1 000 m	Forêt mixte décidue (tropicale sèche)	300 à 700 m	Forêt mixte décidue ou sempervirente (tropicale humide)

type may only probably be truly temperate in character, but that too seems to have mediterranean resemblances than the north temperate ».

Il doit être noté que la flore montagnarde himalayenne (au-dessus de 5 000 pieds, env. 1 650 m) a été désignée comme « tempérée » et divisée en un certain nombre de types selon la pluviosité, les caractères géologiques et pédologiques des stations, et les biota. Prenant en considération l'humidité, CHAMPION avait distingué « *wet, moist and dry types* ». Les « *wet types* » demeurent cantonnés à l'Himalaya de l'est et au sud de la Péninsule et sont distingués l'un de l'autre. BURTT DAVY (11) a objecté qu'il n'était pas souhaitable d'utiliser le terme de « tempéré » pour des régions soumises à des climats de mousson. On peut rappeler que si les forêts himalayennes sont caractérisées par les Chênes et les Pins sur de larges étendues, il n'en demeure pas moins vrai que, différence fondamentale avec l'Europe non méditerranéenne, les Chênes sont sempervirents et que, selon les conditions stationnelles, ils sont aussi accompagnés d'un nombre plus ou moins élevé d'arbres dicotylédones à feuillage décidu.

On admet habituellement que les étages de végétation varient altitudinalement de façon parallèle aux variations du climat. BROCKMAN JEROSH évaluait que l'amplitude altitudinale moyenne d'un étage de végétation était approximativement de 400 m pour les forêts de la Suisse, avec des valeurs extrêmes de 200 m pour le Sapin *(Abies alba)* dans les chaînes subalpines, et de 900 m pour le Pin *(Pinus silvestris)* dans les Alpes centrales. La différence de température correspondant à un dénivelé de 400 m est en moyenne de 2°C dans les Alpes. Les études d'OZENDA (53) pour les Alpes maritimes donnèrent des résultats semblables, avec toutefois une amplitude locale de 1 000 m pour *Pinus silvestris* (cette essence paraît avoir une amplitude altitudinale *totale*, dans son aire de spontanéité, nettement supérieure à 2 000 m). On a donné des chiffres du même ordre pour les régions tropicales : R. FRIES, cité par SCHIMPER (64), indique une valeur de 400 m pour les ceintures forestières, 650 m pour les *Arundinaria*, 200 m pour les formations à *Hagenia* (Rosacées). Dans l'Himalaya les résultats sont sensiblement identiques en ce qui concerne les formations, mais les amplitudes, même locales, pour certaines essences sont considérables : par exemple pour *Cedrus Deodara* et *Pinus Wallichiana* on peut avancer l'amplitude exceptionnelle de 3 000 m (de 2 000 à 5 000 m), se décomposant ainsi : le Pin avec Cyprès et Cèdre entre 2 000 et 2 500 m, avec *Picea Smithiana* (Wall.) Boiss. entre 2 500 et 3 000 m, avec certains Sapins entre 2 700 et 3 200 m, avec d'autres Sapins au-dessus de 3 200 m. Le schéma serait semblable pour le Cèdre qui, à la fois en fonction de l'altitude et des influences de la mousson, peut aller jusqu'aux limites de la forêt dans les Himalayas externes. Quelques espèces ont donc une large amplitude écologique.

L'un des principaux problèmes relatifs à la distribution de la végétation en montagne est la recherche des limites supérieures des formations arborescentes. La difficulté en ce domaine provient de ce que les comparaisons portent presque toujours sur des espèces différentes d'une mon-

tagne à une autre, espèces ayant souvent des amplitudes écologiques différentes.

Ainsi, la limite des forêts est faite dans les Pyrénées par les formations à *Pinus montana*, *P. uncinata*, dans les Alpes soit par *Larix decidua* ou *Pinus Cembra*, dans les Carpathes par *Pinus Mughus*, dans l'Atlas par *Juniperus thurifera*, en certains points d'Europe centrale par *Fagus silvatica* et, semble-t-il, par *Quercus macranthera* dans l'Elbourz. Il est intéressant de noter que dans le Taurus, le Cèdre *(Cedrus Libani)* se trouve souvent à la limite supérieure des formations arborées, de même que dans l'Himalaya occidental, il s'agit de *Cedrus Deodara* et d'*Abies Pindrow* Spach. Dans l'Himalaya oriental, il n'est pas rare aussi que ce soient *Betula utilis* ou *Quercus semecarpifolia* qui forment les forêts les plus élevées.

Si nous comparons les limites forestières à celle de l'isotherme 0°C, on trouve :

	Isotherme annuel 0° C	Limite approximative des forêts
Pyrénées centrales....	2 520	2 150
Alpes maritimes......	2 620	2 200
Himalaya (ouest).....	3 500	3 800

Malgré l'imprécision des renseignements sur une large échelle, les chiffres mentionnés indiquent que la forêt suit approximativement un isotherme de 2°C dans les Pyrénées septentrionales, 2,2°C dans les Alpes méridionales, 1,8°C dans les Alpes centrales, et un isotherme inférieur à 0° dans l'Himalaya.

Le problème des limites altitudinales des plantes vasculaires a été traité récemment (Webester, 78); il semble que les corrélations entre *snow-line* et *tree line* ne soient pas toujours évidentes, mais il apparaît souvent des contradictions du fait que, simplement, plusieurs chaînes, telles les Alpes, furent beaucoup plus étudiées que d'autres. Certaines données de la littérature seraient aussi à vérifier ou plus exactement à étayer dans le contexte précis des notions modernes de *snow* et *tree lines*. Divers auteurs ont parlé de coïncidence entre la *snow-line* et la limite supérieure des plantes vasculaires, mais cela n'est pas obligatoirement significatif; de même, le fait que, dans les latitudes 28°-36° (Himalayas) et 16°-25° (Andes) les plantes alpines atteignent des altitudes plus élevées qu'en Afrique à une latitude plus faible peut être dû à des conditions locales différentes.

Le fait donc que l'altitude limite des plantes à fleurs varie et que celle-ci puisse être supérieure à celle de la *snow-line* rend difficile une interprétation en fonction des facteurs de l'environnement, bien qu'il

semble que les conditions d'approvisionnement et d'utilisation de l'eau (durant la période de végétation, si courte soit-elle) soient finalement essentielles.

Les tableaux ci-dessous résument les données comparatives à propos des divers massifs sur lesquels des renseignements ont été fournis :

Massifs occidentaux :

	Atlas	Pyrénées	Alpes	Carpathes
Limite de la neige......	4 000	2 800	2 800 (2 200)	2 300
Limite des arbres (forêts)	3 000	2 400	2 200	2 000

Moyen-orient :

	Caucase	Taurus	Elbourz	Zagros
Limite de la neige......	3 200	?	4 500	?
Limite des arbres......	2 400	c. 2 900	2 500	3 000

Chaines himalayennes occidentales :

	Afghanistan	Tienshan	Altai	W-Himalaya
Limite de la neige...	3 600	3 847	2 100	5 000
Limite des arbres...	3 000	3 000	1 700	3 800

Chaines himalayennes orientales :

	Est-Himalaya	Szechuan	Sikiang	Malaysia
Limite de la neige...	5 600	5 600	5 000	4 500
Limite des arbres...	4 000	5 000	4 600	4 000

CONCLUSIONS

Il n'est pas très facile de tirer un enseignement déterminant sur le problème de la définition des étages de végétation même en examinant l'ensemble d'un système orogénique qui, occupant une position approximativement parallèle au Tropique nord et situé entre 1 000 et 2 500 km de ce dernier, semblait devoir présenter une certaine homogénéité, tout au moins par rapport aux grands groupes climatiques de l'hémisphère nord.

En réalité, nous ne possédons actuellement de données synthétiques assez générales que sur les formations végétales arborescentes, mais presque rien n'est connu (sauf en quelques points) sur les complexes herbacés, qu'ils soient de basses, de moyennes ou de hautes altitudes.

Les conclusions sont donc basées sur l'étude de formations qui, même si elles sont en équilibre (climaciques), demeurent cependant fragiles.

1° En procédant de l'ouest vers l'est, on assiste à des changements considérables qui rendent difficile l'emploi des termes du vocabulaire classiquement utilisé à propos des Alpes. C'est pourquoi les termes descriptifs suivants pourraient être proposés :
submontane (sous-montagnard, infra-montagnard = ? collinéen);
montane (montagnard);
highmontane (haut-montagnard, correspond partiellement à l'altimontain, partiellement au Subalpin classique);
subalpine (subalpin);
alpine (alpin) [1].

2° En raison de l'influence des moussons qui donnent au climat de l'Himalaya externe un caractère tropical, les types de végétation présentent, même en altitude, des ressemblances marquées avec ceux des chaînes du sud-est asiatique (région sino-japonaise de Good).

3° La partie la plus occidentale des Himalayas ne subit que faiblement les conséquences de la mousson; au contraire les courbes bioclimatiques rappellent même celles de climats de type méditerranéen. La végétation accuse d'ailleurs une plus nette xérophilie, avec présence d'espèces sclérophylles-méso ou microphylles (*Nerium indicum*, *Buxus sempervirens*, *Quercus* gr. *Ilex*, *Rhus cotinus*, *Celtis* sp.pl.). Des vicariances écologiques peuvent être notées : *Cedrus Libani-C. Deodara* (ce dernier toutefois vraisemblablement moins thermo-xérophile que le premier), *Chamaerops humilis-C. Maritiana*, *Parrotia persica-P. Jacquemontiana*, *Olea europea -Olea cuspidata*, *Thesium humile-Th. himalense*, etc. Cependant, dans l'ensemble, les affinités les plus marquées concernent les flores

1. P. Ozenda considère également l'existence d'un étage oroméditerranéen dont la définition fait intervenir les caractères climatiques (53 *bis*).



1, Étage subalpin dans les Dolomites (Italie), au versant nord de Paso di Sella, vers 1 800 m. — *Pinus Cembra* isolé, au niveau des pelouses et de la landine à *Rhododendron*. Cl. G.G.A. 1963.



2, Types de dégradation de l'étage forestier à *Pinus leucodermis* dans le massif du Perisleri (Grèce). Ilots de Genévriers en galettes. Cl. G.G.A. 1964.



3, Étage subalpin forestier en Haute-Vanoise. Vieux Pins Cembro dans le Parc de la Vanoise. Cl. M. Keraudren 1964.



4, Formation dense à chaméxérophytes spinescents, entre 3 000 et 4 000 m dans le Massif de l'Elburz (Iran). Coussins d'*Acantholimon* et *Onobrychis* au pied du Demavend (5600 m). Cl. G.G.A., 1958

de la « région tempérée chaude » du sud-est asiatique (*Rhus* div. sp., *Cornus macrophylla* Hemsl.). La végétation de la partie orientale de l'Himalaya interne est nettement de type tropophile et, en cela, les parentés avec le sud-est sont plus évidentes que celles qui existent néanmoins avec le nord ou l'ouest.

Il est relativement aisé d'expliquer l'état actuel des formations végétales d'affinités tropicales ou sub-équatoriales de l'est-himalayen si l'on considère la proximité du golfe du Bengale, la conformation de la plaine de l'Assam et de la dépression du Brahmapoutre, l'influence des moussons. Il est plus délicat de comprendre exactement les raisons paléo-historiques du maintien ou de l'installation de ces formes de peuplement et de cette flore. Il faut en effet admettre que, même en haute montagne, et ceci peut-être jusqu'à plus de 4 000 m, l'influence des glaciations quaternaires a été réduite sur le versant péninsulaire de l'Himalaya, spécialement dans la partie est. Il y a deux raisons qui permettent d'étayer une telle hypothèse : tout d'abord, il est probable qu'en raison de ses altitudes très élevées et continues sur 3 000 km, la haute chaîne himalayenne a joué un rôle de barrière dans les deux sens, soit nord-sud, soit sud-nord, à l'image de ce qui existe aujourd'hui pour l'Elbourz, ensuite que refroidissement ou réchauffement de la Terre n'impliquant pas une modification sensible dans les régles de circulation générale de l'atmosphère (Aubréville, 2), le régime de mousson a pu persister, et si l'on en juge par sa puissance actuelle, s'opposer assez fortement à la descente des masses d'air froid. Cette explication demeure cependant battue en brèche par d'autres faits et spécialement les suivants : on connaît des flores fossiles importantes et de type glaciaire au versant sud de l'Himalaya, dans la région occidentale et il semble admis que la surrexion de l'Himalaya s'est continuée du Miocène au Pleistocène. Les plissements géologiques sont naturellement des phénomènes généralement très lents, si bien que, de toutes manières, la mise en place d'une couverture végétale peut s'effectuer de façon concomitante.

P. Legris (48) confirme cependant que le « régime de mousson particulier à l'Inde s'est installé avec la seconde phase orogénique importante au Plio-Pleistocène », et que « le classement relatif des climats régionaux est resté sensiblement ce qu'il est aujourd'hui ». Dans l'hypothèse même des déplacements réels ou relatifs des pôles au Quaternaire dont les influences sur les déplacements des zones de végétation ont été récemment étudiées pour l'Afrique et l'Amérique surtout (Aubréville, 2), on constate qu'au sud de l'Inde, la position hypothétique de l'Équateur n'aurait pas considérablement varié entre le Tertiaire (la ligne figurant l'Équateur tertiaire recoupe celle de l'Équateur actuel exactement au sud du Golfe du Bengale) et les époques des glaciations européennes (les lignes se recoupent au sud du Siam), tandis qu'au moment de la glaciation nord-américaine, l'Équateur traversait le Golfe du Bengale au niveau du 16° N, c'est-à-dire à moins de 1 500 km du Sikkim. Le décalage maximum des zones climatiques au moment des glaciations se serait donc fait, en ce qui concerne l'Himalaya, dans un sens favorisant, l'héo-

riquement, les migrations de flores d'affinités inter-tropicales ou tempérées chaudes.

Une constatation de ce genre pourrait — malgré sans doute des réserves, spécialement sur le plan systématique — être invoquée aussi pour introduire un élément de comparaison avec l'Amérique à propos de certains genres tempérés, comme le genre *Quercus :* il semble en effet que la macrophyllie soit plus accentuée chez les Chênes des formations montagnardes est-himalayennes (ex-genre *Pasania*) que chez les Chênes de formations « homologues » au Mexique.

4° L'étage haut-montagnard *(high montane belt)* des Himalayas est infiniment mieux développé que dans les Alpes et l'ensemble des chaînes plus occidentales. Ceci est peut-être dû au fait qu'il n'y a pas eu destruction des flores aux temps glaciaires, mais on peut invoquer aussi, par comparaison à l'Atlas, par exemple, que la sécheresse a été beaucoup moins accentuée.

5° La zone des steppes boisées *(forest steppe belt)* n'est bien représentée que dans le Tienschan, l'Hindoukouch et la vallée de l'Indus, le versant thibétain étant impropre à l'installation des arbres, et les vallées du versant sud des Himalayas centraux et orientaux étant soit trop chaudes, soit trop humides.

6° L'étage subalpin *(sub-alpine scrub)* est pratiquement représenté dans toutes les montagnes, sous une forme ou sous une autre, avec des peuplements importants en Ericacées (Rhododendrons, *Vaccinium*) ou des Genévriers nains. L'Atlas, le Taurus et l'Elbourz demeurent cependant plus pauvres.

7° Presque partout (sauf Elbourz, Atlas), l'étage montagnard supérieur comprend soit des Pins, soit des *Larix*, soit des Bouleaux, soit des représentants des trois genres à la fois. Cependant, les peuplements arborescents culminaux dans la zone des « *Garide phrygana* » et des « *Traganthsteppen* » (Wissmann, 79; Gams, 22) paraissent plutôt être une forêt à grands Génévriers, qu'il s'agisse du Tienshan occidental, du Zagros, ou de l'Atlas.

8° La *timber line* des Alpes et des Pyrénées se trouve en dessous de l'isotherme annuel 0° C, tandis que dans l'Himalaya elle passe très nettement au-dessus de ce même isotherme.

La limite supérieure des plantes à fleurs, ainsi que l'avait montré Webester, paraît bien n'avoir vraiment de corrélation ni avec la *snow line* ni avec la *timber line;* des caractères relatifs à l'amplitude écologique des espèces interviennent aussi bien que certains facteurs d'environnement limitants, telles les possibilités d'utilisation de l'eau.

Les conditions de sécheresse estivale paraissent avoir une importance fondamentale pour expliquer la nature de certains types de peuplements, par exemple un « étage des Genévriers » ou un « étage de xérophytes épineux » plutôt qu'un « étage terminal forestier de Pins ou d'*Abies* » ou un « étage de pelouses ou de prairies ». Si l'on admet avec L. Emberger

que « le climat de montagne représente le type extrême du climat des régions avoisinantes » (cité par FAVARGER, 21 *bis*), on trouve une corrélation plausible entre flore, végétation et climats lorsqu'il s'agit de l'Atlas, des Alpes ou de l'Himalaya oriental. Par contre, l'interprétation se heurte à quelques difficultés à propos des formations à *Liquidambar* de Turquie. ou celles à *Pterocarya*, *Parrotia*, *Zelkova*, *Albizzia* du nord-Elbourz. Cependant, c'est probablement grâce au maintien d'un climat régional humide ou perhumide en climat général méditerranéen que certaines formes de peuplements végétaux, rappelant des peuplements considérés comme thermophiles tertiaires, ont trouvé des conditions favorables à leur survie entre des points extrêmes où ils paraissent encore en équilibre avec le milieu : Himalaya oriental et Canaries. Il nous semble pourtant que sur le plan bioclimatique, il est risqué de figurer de la même façon les conditions régnant dans les hauts sommets atlasiques ou iraniens et celles existant dans les régions élevées des Alpes, la résultante des facteurs limitant le développement de la végétation n'étant peut-être pas la même dans les deux cas. Il est probable qu'une étude comparative des divers étages, ou des diverses formations, depuis les Pinèdes dites subtropicales, jusqu'à l'étage nival, dans l'ouest-himalayen et l'Afghanistan apporterait, sur le problème des limites des étages de végétation entre climats méditerranéens et climats de mousson, des données nouvelles. Il serait alors plus facile de dresser une comparaison grâce aux résultats tirés de l'étude des successions altitudinales de végétation dans les régions où le climat méditerranéen peut être considéré comme complet.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été en partie préparé par l'un de nous (R. K. G.) grâce à l'aide et l'accueil qu'ont bien voulu lui réserver le Professeur GAUSSEN (Université de Toulouse) et le Docteur LEGRIS (Institut Français de Pondichéry). C'est d'autre part grâce à l'assistance financière des Ministères de l'Éducation Nationale et des Affaires Étrangères du Gouvernement Français que des recherches comparatives plus poussées purent être réalisées au cours d'un stage effectué au Laboratoire du Professeur AUBRÉVILLE, au Muséum de Paris. En outre, de nombreux documents inédits (herbiers et notes de terrain), utilisés pour la rédaction de cette note furent réunis par le co-auteur au cours de missions du Muséum de Paris; participèrent également à ces prospections MM. H. DE LESSE (1958, Anatolie, Arménie, Kurdistan, Caspienne, Iran), E. BOUYX (1958, Espagne méridionale), A. BERGEAL, J. GOBERT, M. LHOSTE, G. MOREL, R. RUFFIER-LANCHE, D. SORCINA, P. TSILINIS (1964, Italie méridionale, Grèce).

L'illustration de cette note a été réalisée grâce à la collaboration de Mlle M. KERAUDREN (carte, graphiques, profils-diagrammes) et de M. P. GUEX (contre-types et agrandissements photographiques).

DOCUMENTS BIBLIOGRAPHIQUES

Il existe de très nombreuses références sur les problèmes évoqués précédemment; nous avons signalé surtout un certain nombre de publications dans lesquelles on pourra puiser une plus large documentation locale.

1. ALLORGE P. — La végétation muscinale des Pinsapares d'Andalousie. Arch. Mus. Hist. Nat. 6e sér., **12** : 535-548, 3 pl. ph. (1935).

2. Aubréville A. — Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. Adansonia **2**, 1, : 17-84 (1962).
3. — Propos biotropicaux sur une carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. Adansonia **3**, 3 : 338-342 (1963).
4. — Vue d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et des Taxacées à propos de l'ouvrage de Rudolf Florin. Adansonia **4**, 1 : 8-18 (1964).
4 *bis*. Axelrod D. I. — Problem of the altitudes of tertiary floras. Abstr. 10ᵉ Int. Bot. Congr. Edinburgh : 24 (1964).
5. Aymonin G. — Voyage botanique en haute-montagne, de l'Atlas à la Caspienne, Sc. et Nat. **52** : 20-26, 9 ph. (1962).
6. Barbey A. — A travers les forêts de Pinsapo d'Andalousie. Maison Rust. Paris (1931).
7. — Une relique de la sapinière méditerranéenne : le Mont Babor. Préf. de Ph. Guinier, 20 + 84 pp., 33 pl., Paris (1934).
8 Belfour I. B. — New species from Mount Everest. Kew Bull. 1922 : 149-155 (1922).
9. Bolos O. de. — Les étages altitudinaux dans la partie septentrionale des chaînes littorales catalanes. Rapp. Comm. 8ᵉ Congr. Int. Bot. Paris, sect. 7-8 : 53-54 (1954).
10. Bor N. L. — A sketch of the vegetation of the Aka- hills, Assam. A synecological study. Ind. For. Rec. (a. s.), Bot. **1**, 4, 10 : 105-121 (1938).
11. Burtt Davy J. — The classification of tropical woody vegetation types. Imper. For. Inst. publ. nº 13 (1938).
12. Champion H. G. — A preliminary survey of the forest types of India and Burma. Ind. For. Rec. (n. s.), Silvic. **1** (1936).
13. Cheng W. C. — Les forêts du Se-Tchuan et du Si-Kiang oriental. Tx. Lab. For. Toulouse, **5**, 1-2 : 1-233, cartes, ph. (1939).
14. Czeczott H. — La distribution de quelques espèces dans le nord de l'Asie Mineure et le problème de la Pontide. Mitt. Kon. Naturw. Inst. Sofia, **10** : 43-68, 16 fig. (1937).
14 *bis*. Dansereau P. — Biogeography, an ecological perspective. 1 vol., 394 pp., nb. ill., Ronald, New-York(1957).
15. Daubenmire R. F. — Vegetational zonation in the rocky mountains. Bot. Rev. **9** : 325-394 (1943).
15 *bis*. Eig A. — Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la Flore palestinienne. Rep. Sp. Nov. Regn. Veg. b. **63** : 4-16 (1931).
16. Emberger L. — Remarques critiques sur les étages de végétation dans les montagnes marocaines. Bull. Soc. Bot. Suisse **46** : 614-631 (1936).
17. — Aperçu général sur la végétation du Maroc. Ver. Geobot. Inst. Rubel Zurich **14** : 40-157, carte (1939).
18. — Comment comprendre le territoire phytogéographique méditerranéen français et la position systématique de celui-ci. Nat. Monsp. Bot. **14** : 47-54 (1962 pub. 1963).
19. Emberger L., Gaussen H., Kassas M., Phillippis A. de. — Carte bioclimatique de la région méditerranéenne. FAO/UNESCO (1963).
20. Emberger L., Sabeti H., — Forêts denses intertropicales et forêts caspiennes humides. Nat. Monsp. Bot. **14** : 55-62 (1962, pub. 1963).
21. Favarger Cl. — Cytotaxinomie et Endémisme. C. R. Somm. Soc. Biog. Paris 356-358 : 23-44, bibl. (1964).
21 *bis*. Favarger Cl. Robert P. A. — Flore et Végétation des Alpes.
I. — Étage alpin, préf. de G. Mangenot, 2ᵉ éd. (1962).
II. — Étage subalpin, préf. de L. Emberger, Iᵉ éd. (1958).
22. Gams H. — Die Tragacantha — Igelheiden der Gebirge um das Kaspische, Schwarze und Mittellandische Meer. Ver. Geobot. Inst. Rübel Zurich, **31** : 217-243, bibl. (1953).
23. — Nachtrag z. Flora und Vegetation des Olymp. Oesterr. Bot. Zeitschr. **107** : 177-193 (1960).
24. Gaussen H. — Les forêts méditerranéennes et les conditions post-glaciaires.